Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen in Strandrasen des Graswarders vor Heiligenhafen/Ostsee

Von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität Göttingen
zur Erlangung der Würde
eines Doktors der Naturwissenschaften
genehmigte Dissertation

vorgelegt von
Helge Schmeisky
geboren am 12. Januar 1944 in Eutin

Göttingen 1974

Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen in Strandrasen des Graswarders vor Heiligenhafen/Ostsee

Von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität Göttingen
zur Erlangung der Würde
eines Doktors der Naturwissenschaften
genehmigte Dissertation

vorgelegt von

Helge Schmeisky

geboren am 12. Januar 1944 in Eutin

Göttingen 1974

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Prof. Dr. H. Ellenberg

Korreferent: Prof. Dr. G. Wagenitz

Tag der mündlichen Prüfung ...12.6.1974...

Inhalt

	Seite
Einleitung	1
1. Das Untersuchungsgebiet	2
1.1 Geographische Lage	2
1.2 Geschichte und Weiterentwicklung des Graswarders	4
1.3 Geomorphologischer Aufbau	6
2. Die Vegetation des Graswarders	8
2.1 Die Vegetation des beweideten Teiles	8
2.11 Der Andelrasen	9
2.12 Die verschiedenen Varianten der Boddenbinsenweide	12
2.13 Die Vegetation der Strandwallkuppen	15
2.2 Die Vegetation des unbeweideten Teiles	17
2.21 Röhrichte	19
2.22 Verschiedene Varianten des Rotschwingelrasens	20
2.23 Queckenbestände auf den Strandwallkuppen	22
3. Ökologische Untersuchungen	24
3.1 Untersuchte Standorte, Probennahme und Untersuchungsmethoden	24
3.11 Auswahl der Probeflächen	24
3.12 Entnahme der Bodenproben	25
3.13 Untersuchungsmethoden	26
3.131 Bestimmung der Chloridkonzentration	27
3.132 Bestimmung des Gesamtstickstoffgehaltes	29
3.133 Bestimmung des Gesamtkohlenstoffgehaltes	30
3.134 Messung der Grundwasserstände	30
3.135 Einnivellierung der Strandwallhöhen	31
3.14 Statistische Methoden	31
3.2 Hydrologische Verhältnisse im Untersuchungsgebiet	32
3.21 Die Schwankungen des Meeresspiegels	32
3.22 Die Schwankungen des Grundwasserspiegels	33

3.3 Untersuchungen über die Chloridkonzentration 36
3.31 Der Salzgehalt des Ostseewassers 36
3.32 Chloridkonzentrationen im Bodenwasser eines Strandwalles 37
3.33 Jahreszeitliche Schwankungen der Chloridkonzentration innerhalb eines Strandwalles 39
3.331 Jahreszeitliche Schwankungen im Bodenprofil 39
3.332 Die jahreszeitlichen Schwankungen bei verschiedener Lage zum Meeresspiegel 42
3.34 Jahresgänge der Chloridkonzentration unter verschiedenen Pflanzengesellschaften 44
3.341 Chloridgehalte in Böden des beweideten Teiles 46
3.341.1 Unter dem Andelrasen 46
3.341.2 Unter verschiedenen Varianten der Boddenbinsenweide 50
3.341.3 Unter der Trittrasengesellschaft von Strandwallkuppen 56
3.342 Der Chloridgehalt unter Pflanzengesellschaften des unbeweideten Teiles 57
3.342.1 Unter den Röhrichten 57
3.342.2 Unter verschiedenen Varianten des Rotschwingelrasens 61
3.342.3 Unter Queckenbeständen der Strandwallkuppen 65
3.343 Vergleich der Chloridgehalte unter einigen Pflanzengesellschaften von 1969-1971 68
3.4 Gehalte an Gesamtkohlenstoff, Gesamtstickstoff und die C/N-Verhältnisse der untersuchten Böden 72
3.41 Gesamtkohlenstoffgehalte 72
3.42 Gesamtstickstoffgehalte 72
3.421 Prozentuale Angaben 72
3.43 Die C/N-Verhältnisse der untersuchten Böden 79

4. Diskussion der Ergebnisse 85

5. Zusammenfassung 92

6. Literatur 94

Einleitung

Von den Meeresküsten der gemäßigten Zone liegen zahlreiche Veröffentlichungen über die Vegetation und über häufig vorkommende Pflanzenarten vor, die an diesen mehr oder minder salzreichen Standorten gedeihen. Für deren Zonierung ist neben den Salzkonzentrationen der Bodenlösung der Wasserhaushalt der Pflanzen von ausschlaggebender Bedeutung. Aber auch der Einfluß der Beweidung und die Nährstoffverhältnisse spielen eine wichtige Rolle.

In der hiermit vorgelegten Arbeit wurde der Versuch unternommen, die angeführten Faktoren an einem räumlich eng begrenzten und genau kartierten Beispiel näher zu untersuchen und ihre Wirkung gegeneinander abzuwägen. Mehrere günstige Voraussetzungen ließen den Graswarder vor Heiligenhafen / Ostsee hierfür besonders geeignet erscheinen. Er befindet sich im mittleren Konzentrationsbereich des polyhalinen bis oligohalinen Ostseewassers. Süßwasserzuflüsse fehlen in seiner Nähe, stören also nicht. Da der Graswarder weit in die Ostsee vorgeschoben ist, hält sich der Verschmutzungsgrad des Wassers noch in Grenzen. Als Teil einer Nehrung liegt er frei in der See und wird, abgesehen von einem kleinen Verbindungsstück, von allen Seiten vom Ostseewasser umgeben. Kein Oberflächenwasser von weiter landeinwärts gelegenen Flächen vermag in die Salzwiesen einzudringen. Fluten können ungehindert die Weiden überspülen, weil Deiche nicht vorhanden sind. Von ganz besonderer Bedeutung ist das Vorhandensein beweideter und unbeweideter Strandwälle, die nur durch einen Zaun voneinander getrennt sind. Die Wirkung der Beweidung auf einzelne Arten oder Pflanzengesellschaften, aber auch auf den Boden und andere Standortsfaktoren, läßt sich somit vergleichend studieren. Der noch heute voranschreitende Aufbau des Gebietes führte zu einer Serie von Strandwällen unterschiedlichen Alters. Im Zusammenhang mit der Transgression der Ostsee konnten sich auf diesen Strandwällen Torfschichten verschiedener Mächtigkeit ausbilden. Somit wird ein Vergleich von jüngeren und älteren sowie von nährstoffreichen und nährstoffärmeren Strandwällen möglich.

Die Analyse der Torfschichten ermöglicht eine Rekonstruktion früher vorhandener Pflanzengesellschaften.

Die aus anderen wissenschaftlichen Disziplinen vorliegenden Untersuchungen über das Gebiet des Warders (SCHMITZ 1953, 1954; SEIFERT 1955a, b; KÖSTER 1955, 1961 und BRAND 1955) gaben einen guten Einblick in Entstehung, Entwicklung und Aufbau dieses Anlandungssystemes. Sie waren für die Deutung der eigenen Ergebnisse von großem Nutzen. Pflanzensoziologisch-ökologische Studien fehlten bisher aus diesem vielseitig interessanten Naturschutzgebiet. Sie stellen zugleich eine Dokumentation dar, auf die sich spätere Untersuchungen beziehen können.

Als Grundlage der Arbeit wurde im Jahre 1967 eine floristisch-soziologische Kartierung des Graswarders durchgeführt. Die hierfür erforderlichen Kenntnisse wurden mir von Herrn Prof. Dr. E.W. Raabe, Universität Kiel, vermittelt. Ihm möchte ich auch an dieser Stelle für die intensive Betreuung danken.

Der gesamte ökologische Teil wurde am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen durchgeführt. Herr Prof. Dr. H. Ellenberg hat mir zahlreiche Ratschläge erteilt und mich in vielerlei Hinsicht gefördert; ihm bin ich daher besonders dankbar.

Bei der Entnahme von Bodenproben auf dem Graswarder waren mir meine Mutter, Frau Katharine Schmeisky, und meine Frau, Marianne Schmeisky, behilflich. Ihnen und vielen Mitarbeitern des Institutes möchte ich ganz herzlich danken.

1. Das Untersuchungsgebiet

1.1 Geographische Lage

Das Untersuchungsgebiet befindet sich an der südwestlichen Küste der Ostsee und am Nordende der Landschaft Wagrien. Es wird von der "Vogelfluglinie" dicht vor der Insel Fehmarn berührt und ist der Stadt Heiligenhafen vorgelagert (s. Abb. 1).

Das Gebiet läßt sich in drei Teile untergliedern: An die sog. Eichholzniederung schließen sich der Stein- und Graswarder an. Zusammen bilden sie eine ca. 5 km lange Anlandungsserie, die im Westen begann, sich im wesentlichen ostwärts ausdehnte und noch heute im Aufbau begriffen ist (Abb.2).

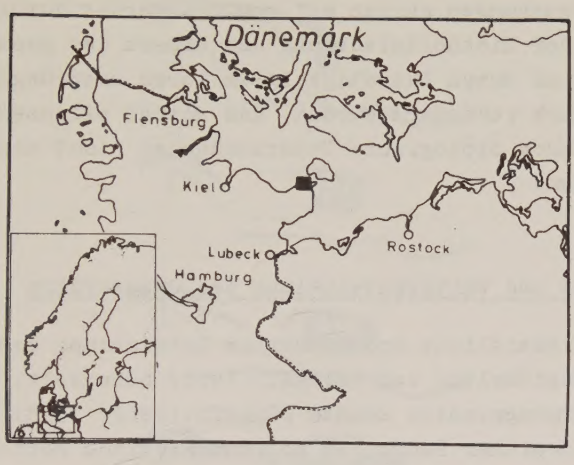

Abb.1:Lage des Untersuchungsgebietes

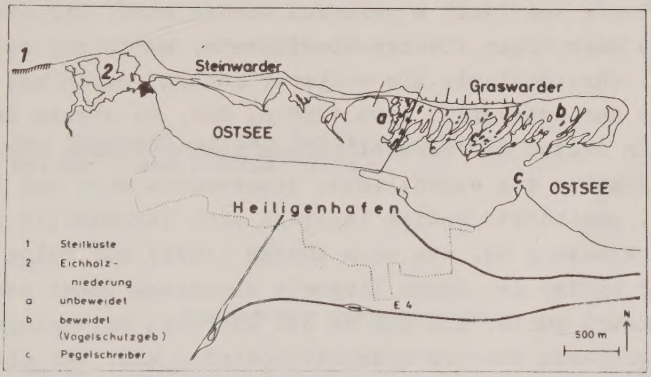

Abb. 2: Das Untersuchungsgebiet und seine Nachbarschaft

Alle Untersuchungen wurden auf dem Graswarder durchgeführt. Teile der Eichholzniederung und nahezu der gesamte Steinwarder sind durch Bautätigkeit in ihrem ursprünglichen Zustand so stark verändert worden, daß sowohl pflanzensoziologische als auch ökologische Untersuchungen nicht mehr lohnend erschienen.

1.2 Geschichte und Weiterentwicklung des Graswarders

Die nacheiszeitliche und vormarine Entwicklung des Gebietes wird ausführlich von SEIFERT (1955) behandelt. Den Verlauf der Transgression konnte SCHMITZ (1952, 1953, 1954) mit Hilfe zahlreicher Bohrungen pollenanalytisch verfolgen. SEIFERT (1955a) hat eine Übersichtstabelle mit Transgressionskontakten aus dem Raum Fehmarn - Nordwagrien zusammengestellt, aus der für Heiligenhafen die ältesten Kontakte in einer Tiefe von 13,25 m gefunden worden sind. Die Zeit, zu der das Meer diese Flächen überflutete, wurde auf ca. 5000 v. Chr. datiert. Ein weiterer Kontakt wurde bei 0,57 m erbohrt und entspricht etwa 1250 n. Chr. Zu diesem Zeitpunkt soll ein Beginn der Hakenbildungen stattgefunden haben. Das erste Stadium des eigentlichen Graswarders wird auf 1400 n. Chr. geschätzt. Später lagerten sich Strandwälle in östlicher Richtung an, was nach KÖSTER (1955) zur Folge hatte, daß der hinter dem Haken liegende Binnensee immer stärker abgeschnürt wurde, und daß es bei extremen Wetterlagen zu immer größeren Wasserstandsunterschieden kam. Bei einer nicht datierbaren Sturmflut wurde der Hals des Nehrungssystemes zerstört, und der Graswarder entwickelte sich als Insel weiter. Von nun an wurde Sandmaterial sowohl im Westen als auch im Osten angelagert (Abb. 3). Der neue äußerste Strandwall im Westen des Graswarders (s. Abb. 2) hat deshalb eine umgekehrte Richtung wie alle anderen Wälle. Auch am Steinwarder wurde erneut Material angelagert, und zwar ostwärts, so daß beide Teile langsam wieder zusammenwuchsen. Im Winter 1954/55 (KÖSTER 1961) wurde die Verbindung hergestellt.

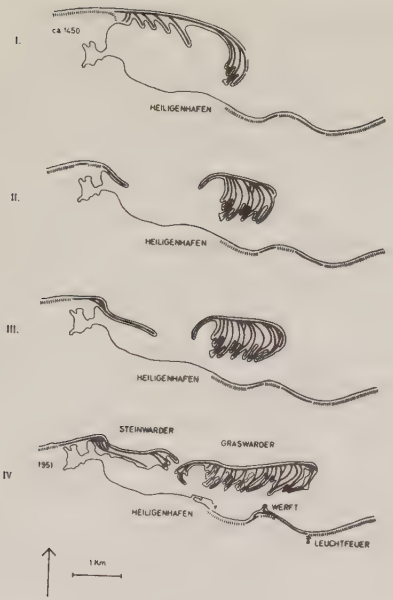

Abb. 3 Die Entwicklung der Heiligenhafener Warder

Abb. 3: Die Entwicklung der Heiligenhafener Warder (aus KÖSTER, 1955)

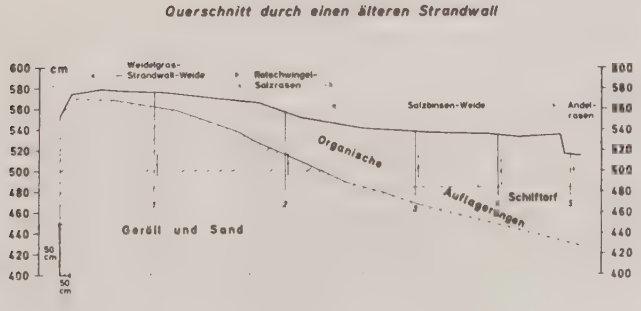

Abb. 4: Querschnitt durch einen Strandwall

1.3 Geomorphologischer Aufbau

Der morphologische Aufbau der Warder wird ausführlich von KÖSTER (1955, 1961) beschrieben. Die Anlandungsfläche verdankt ihre Entstehung den Kräften der Wellen und der Meeresströmung, die die im Westen befindliche Stauchmoräne (KÖSTER 1961) abbaut. Im Anschluß an das Steilufer wird das Material in Form des heutigen Anlandungsgebietes wieder sedimentiert. SEIFERT (1955b) gibt als langjähriges Mittel eine Abbruchmenge von 103 890 cbm Erde (über und unter dem Wasserspiegel) für den Raum Heiligenhafen an. Feinere Fraktionen werden in küstenferne Bereiche transportiert; für den Aufbau der Strandwälle und Riffzonen wurde durch Kartenvergleich ein Zuwachs von 18 184 cbm im langjährigen Mittel nachgewiesen. Über die Wanderungswege des Sandes und die damit verbundene Umstrukturierung des Bodens, sowie für die Sortierung in einzelne Fraktionen liegen sedimentpetrographische Untersuchungen vor von BRAND (1955) und WILHELMY (1972).

KÖSTER (1955) bezeichnet das Anlandungsgebiet als Grundtyp eines Hakens, wobei stets auf einen engen mals ein breiter Strandwallfächer folgt. Der Graswarder stellt den Fächer dar, dessen Wachstum noch nicht beendet ist. Im Sedimentationsgebiet werden zunächst flache Sandzungen aufgeschüttet, die sich allmählich erhöhen, und bei Sturmfluten werden die Gerölle zu Strandwällen aufgeworfen.

Mit abnehmendem Alter ragen die Strandwälle immer höher aus dem Wasser. Die ältesten Wälle zeigen Höhen zwischen 0,5 und 0,6 m ü.M., während der heutige küstenparallele Strandwall eine Höhe bis zu 2 m aufweist. KÖSTER (1961) spricht von "aufsteigenden Wällen" und erklärt diese Erscheinung, nach Berücksichtigung von Setzungserscheinungen der älteren Wälle, mit einem relativen Anstieg des Meeresspiegels, der in der letzten Zeit durchschnittlich 7-10 cm pro Jahrhundert betragen haben dürfte.

Infolge dieses Anstiegs kommt es zwischen den Strandwällen zu einer Versumpfung und vegetativen Verlandung. Den aufgeschütteten Wällen wächst langsam eine Niedermoordecke auf, deren Mächtigkeit von der Wallsohle zur Wallkuppe hin abnimmt. Die Ausbildung dieser Torfschichten ist weiterhin vom Alter abhängig. Die jüngsten Wälle des Graswarders zeigen auf den Wallkuppen eine offene Vegetation ohne jede Anreicherung von organischen Bestandteilen. Nur zwischen den Strandwällen - in den Senken - ist es bisher zu Torfbildung gekommen, und zwar bis zu einer Mächtigkeit von ca. 30 cm. Die ältesten Wälle tragen eine geschlossene Pflanzendecke und weisen Torfmächtigkeiten von über 1 m auf. Abb. 3 zeigt einen Querschnitt durch einen älteren Strandwall des Graswarders. An den Ordinaten ist die Einteilung des Pegelschreibers Heiligenhafen wiedergegeben. Der mittlere Wasserstand liegt bei 500 cm und ist durch die gepunktete Linie angedeutet. Bis zum Schnittpunkt dieser Linie mit der Oberfläche des vor ca. 400 Jahren aufgeworfenen Strandwalles würde heute durchschnittlich das Wasser stehen, wenn der Torf nicht noch höher aufgewachsen wäre. Offenbar entspricht dessen Oberfläche den mittleren Hochwasserständen.

Derartige Strandniedermoore entstanden nach STEINFÜHRER (1955) auch im Gebiet der Schlei. Die Verfasserin fand in der Nähe des Mündungstrichters Torfmächtigkeiten über 50 cm; mit zunehmender Entfernung vom Ufer nahm die Schicht ab und hörte dort auf, wo die Schlei den Boden nicht mehr überschwemmte. CHAPMAN (1940a) beschrieb Torfbildungen unter Salzmarschen von New England (Nordamerika), wo ebenfalls ein Anstieg des Meeresspiegels registriert wurde. Auch an den Südküsten Englands und Irlands fand CHAPMAN (1941) Torfbildungen.

Die Landsenkung bzw. Landhebung beträgt im östlichen und nördlichen Raum der Ostsee, z.B. vor Estland, 25 cm (LIPPMAA 1954), an der Südküste Finnlands 42 cm (LUTHER 1961) und an der nördlichen Küste des Bottnischen Meerbusens 70-100 cm im Jahrhundert (HAVAS 1961, DONNER 1970, MÄKIRINTA 1970). Da sie sich in einer "langsamen Veränderung der Qualität

des Standortes" (ENGLUND 1942) auswirkt, darf sie bei ökologischen Untersuchungen nicht außer Betracht gelassen werden. Der Einfluß einer Landhebung auf die Vegetation wurde von VALOVERTA (1937), PALOMÄKI (1963) und anderen näher untersucht.

2. Die Vegetation des Graswarders

2.1 Die Vegetation des beweideten Teiles

Der weitaus größte Teil des Graswarders wird als Weideland für Jungrinder genutzt. Eine kontinuierliche Beweidung kann für die letzten 80 Jahre durch schriftliche Aufzeichnungen der Stadt Heiligenhafen nachgewiesen werden. Es ist aber anzunehmen, daß die Weidenutzung schon wesentlich länger besteht. Ähnliches gilt für die Salzrasen in nahezu allen Küstengebieten. Für den Bereich des Bottnischen Meerbusens stellt SIIRA (1970) eine Bewirtschaftung seit mindestens 500 Jahren heraus. Der gleiche Zeitraum wird von DAHLBECK (1945) für die Strandwiesen des südöstlichen Öresund und von TYLER (1969) für die Strandwiesen um Limhamn und Falsterbo angegeben. GILLNER (1960) glaubt an eine Bewirtschaftung der Strandwiesen an der schwedischen Westküste seit Jahrhunderten, was auch HUBBARD (1970) für die Salzrasen von Dungeness, Kent und Sussex annimmt. YAPP, JOHNS und JONES (1917) vermuten eine Weidenutzung der Salzmarschen des Dovey Estuary so lange, wie die Geschichte der Bauern zurückreicht. Auch die Salzrasen der Nordseeinseln unterliegen der Weidenutzung, wie es von Wangerooge (KLEMENT 1953), Föhr (CHRISTIANSEN 1927), Ameland (BRAUN-BLANQUET u. DE LEEUW 1936), Texel, Vlieland und Terschelling (WESTHOFF 1947) beschrieben wird.

Wie Untersuchungen von GILLHAM (1954, 1955, 1956a, b, 1957), GOODMAN u. GILLHAM (1959) und WHITE (1961) zeigen, üben nicht nur Haustiere einen starken Einfluß auf die Zusammensetzung der Pflanzendecke aus, sondern auch Seevögel und Kaninchen, die im Untersuchungsgebiet sehr häufig sind.

Das Erscheinungsbild beweideter Marschen ist sehr eintönig. Der gesamte Pflanzenbestand wird gleichmäßig bis auf wenige Zentimeter abgefressen, nur die Blütentriebe der meisten Pflanzen bleiben unversehrt. Je stärker die Beweidung ist, desto größer ist in der Regel die Einförmigkeit (BRAUN-BLANQUET 1936).

Aus diesen kurzgeschorenen Pflanzenbeständen ragen in einer bestimmten Höhe über dem Meeresspiegel zahlreiche Ameisenhügel heraus, wie sie auch von TÜXEN et al. (1957) auf der Insel Neuwerk, von FRÖDE (1957/58) auf Hiddensee, von GILLNER (1960) an der schwedischen Westküste und von KLOSS (1969) an der Wismarer Bucht festgestellt wurden. GESSNER (1930) sah in solchen Ameisenhügeln stehengebliebene Grashorste, um die herum die Erde weggespült wurde. Nach Beobachtungen SAEGEBARTHs (1966) auf der Insel Poel handelt es sich dabei aber um Abbruchstücke von Salzmarschen, d.h.um Rasensoden, die vom Hochwasser auf die Salzrasen gespült und erst später von Ameisen besiedelt werden. Seine Beobachtungen können für das Gebiet des Graswarders bestätigt werden.

2.11 Der Andelrasen

Im Untersuchungsgebiet befindet sich dem Wasser am nächsten eine Andelgesellschaft (Tab. 1), in der oft nur drei bis vier Arten vertreten sind. Im Bereich des Graswarders trägt Puccinellia maritima nicht zu einer Sedimentation von Schlick bei, wie sie an der Nordsee von zahlreichen Autoren beschrieben wird (z.B. NIELSEN 1935, WOHLENBERG 1954, ELLENBERG 1963). Bei Beweidung wird der Andel in seiner vegetativen Vermehrung begünstigt (ADRIANI 1945, CHAPMAN 1960, TYLER 1971). Deshalb kann es zur Ausbildung von einartigen Beständen kommen, wie es STEINFÜHRER (1955) an der Schlei beobachtete. Andere Arten, wie z.B. das Weiße Straußgras (Agrostis stolonifera), das Milchkraut (Glaux maritima), die Strandaster (Aster tripolium) und der Strandwegerich (Plantago maritima), nehmen in dieser Gesellschaft kaum nennenswerte Flächen ein.

Tab. 1: Übersichtsübersicht der pflanzensoziologischen Aufnahmen von Salzmarsch des Gänsemarkes und Hellingmarschland / Galmsiel

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Aster tripolium	11	5	14	7	16	36	5	14	7	12	20	3	12	3	14	10	5	16	12	15	19	29	15	6	8	21	33						
Elytrigia repens	7	3	8	7	5	8	10	7	12	8	9	11	10	12	8	10	11	14	12	12	16	14	16	11	10	19	15						
Salicornia	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	16	15	16	17	18	39	23	24	25	29	26	27	28	29	30	31				
Salicornia europaea	100	100	35		36																												
Spergularia salina	25	35	1		+																												
Puccinellia maritima	100		42																														
	12		+																														
	82	100	100	100	100	55		75																									
	5	20	75	76	60	4		12																									
Juncus gerardi	91	80		100	100	100	100	91	85	91	45	100	43	100	94	90	40	96	83														
	2	+		5	8	51	25	8	6	16	2	1	2	4	14	7	3	4	7														
Plantago maritima		100	100	100	83	97			57	72	60	100	56	100	100	50	60	60	50	45	1						100						
		4	4	5	15	20			3	2	1	17	2	2	25	+	1	2	+	1							1						
Aster tripolium		100	93	85	71	76																											
		+	3	2	1	1																											
Spergularia marginata		80	77	100	71							65																					
		2	1	1	1							+																					
Puccinellia communis		80					60									100	100																
		+					6									18	28																
Triglochin maritimum	64	100	63	71	83	83	60	50	57	55	55	100		100	94	50							25										
	+	12	1	2	2	5	4	2	+	4	1	1		1	4	+							6										
Glaux maritima	55		63	100	77	86	60	91	71	91	50	100		100	76	80	80	55							50								
	3		2	5	5	11	3	2	2	3	+	+		2	2	1	1	1							+								
Atriplex hastata												65																					
												2																					
Linonium vulgare										55	33			42	60	40																	
										1	3			2	1	+																	
Agrostis stolonifera					74	70	100	100	100	82	90		83	100	70	80	100	100	92	80			70	50	100								
					6	3	13	75	50	12	8		5	20	5	11	11	10	7	5			2	2	4								
Festuca rubra					65	89	80	41	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	90	90	95	100	100	80	100	100					
					4	7	7	+	18	53	36	27	37	48	44	52	36	53	42	26	17	10	20	31	3	9	30	31					
Potentilla anserina							100	75	57				50	100			100	80	100	85													
							5	3	3				+	+			2	6	6	10													
Carex distans							80							50		50																	
							1							1		+																	
Trifolium repens							40		57										60	100	90	75									56		
							1		1										1	23	11	3									6		
Scirpus uniglumis							40		85																								
							16		3																								
Poa pratensis									71				35						60	100	100	80	96		35		40	60	84				
									2				1						1	2	3	6	4		r		1	2	2				
Trifolium fragiferum																					40												
																					1												
Lolium perenne									57					100				42	83	95	100	100					60						
									1					3				3	12	16	32	29					1						
Artemisia maritima									43	55	100	100	100			60	40	55					90	65	50							
									2	1	42	45	18			4	3	1					6	1	+								
Juncus maritimus												65																					
												3																					
Agrogyron repens														100																			
														15																			
Achillea millefolium										45	33	100	50			60	2	60	35	95	85	54	100	80	100	80	40						
										3	1	5	2			2		4	1	7	2	4	52	17	+	6	2						
Cerastium holosteoides												60						36		100	75	68	55	100		60	55	66					
												4						3		2	2	2	2	5		1	3	9					
																		36	75	85	80	52						50					
																		+	+	+	+	+						1					
Taraxacum officinale													35					42		80	70	80		33		40	60					
													r					1		+	1	+		r		+	+					
Rumex acetosella														100				60	100							100		50				
														3				1	19							1		2				
Rumex crispus																40								50		80	60	84				
																2								3		8	2	4				
																												48				
																												2				
Ammophila arenaria																																	
Parapholis strigosa										36																							
										1																							
Armeria maritima																			35	60	90	100					40						
																			+	1	10	8					1					
Agrostis vulgaris																				40	75	96				40							
																				2	9	18				+							
Galium verum																				25	60	90				100	67	100					
																				1	2	5				2	8	9					
Leontodon autumnalis																				65	45												
																				1	+												
Sedum acre																						73		50		80	75	84					
																						1		3		8	6	1					
Festuca ovina																						60											
																						9											
Hypochoeris radicata																						54											
																						1											
Brachythecium albicans																						52					67	100					
																						4					12	12					
Bromus mollis																												50					
																					45						2					
Rumex acetosella																					+						40					
																											2					
Cirsium arvense																					45		30										
																					1		+										
Vicia cracca																							30										
																							1										
Lepidium latifolium																							45	100	100	100							
																							3	36	35	35							
Trifolium arvense																											67	100					
																											2	3					
Taraxacum laevigatum																										60							
																										+							
Viola petricolor																											40						
																											+						
Cerastium purpureum																											40						
																											5						
Trifolium procumbens																												100					
																												+					
Allium oleraceum																												84					
																												1					
Artemisia campestris																												50					
																												2					
Erigeron acer																												66					
																												+					
Plantago lanceolata																												66					
																												1					

(Signatur: 1-2 Bestände des Quellers, 3-5 Andelrasen, 6-7 Rotdenbinsenweiden, 8-9 Senken mit Straußgras, 10-22 Verschiedene Ausbildungen des Rotschwingelrasens, 23-25 Weidelgras-Weiden, 26-28 Bestände mit d. Breitbl. Kresse, 29 Quackenbestände, 30-31 Trockenrasen

Die Reihen parallel zu den Pflanzennamen geben die Stetigkeit an, in den Reihen darunter die Deckung in %)

Der Andelrasen wird besonders kurz abgefressen, was mit der hohen Futterqualität des Andels (WETZEL 1962) zusammenhängen mag. Da sich das Vieh hier gern aufhält und der Boden oft durchfeuchtet und weich ist, wird das Gelände stark zertreten und schließlich bultig (LIETH 1954, GAERTNER 1961). Die Ränder der Bulten bieten dem Wasser gute Angriffsflächen und werden, wenn sie sich an den Außenkanten der Strandwälle befinden, vom Hochwasser zerstört. So bilden sich Mikrokliffs aus, die der weiteren Erosion ausgesetzt sind. Flächen, die sich allmählich zum Wasser hin neigen, treten selten auf. Das könnte ein Grund für die flächenmäßig geringe Ausdehnung des Andelrasens an der Ostseeküste sein, auf die FUKAREK (1961) hinweist.

Das Puccinellietum maritimae läßt sich im Untersuchungsgebiet nur in 3 Varianten untergliedern, nicht, wie an der Nordsee, in Subassoziationen, Varianten und Phasen (BEEFTINK 1965). Da Obione-Arten, Armeria maritima und Limonium vulgare fehlen, steht der Andelrasen des Graswarders den von DAHL u. HADAC (1941) und STÖRMER (1938) beschriebenen Gesellschaften der Insel Ostøy bzw. des Oslofjordes näher. RAABE (1950) stellt eine floristische Verarmung der Puccinellia-Gesellschaften, ausgehend von den holländischen Inseln, fest, und zwar nicht nur nach Norden, sondern auch in östlicher Richtung. Auf der Insel Fehmarn dürfte die Gesellschaft ihrer östlichen Verbreitungsgrenze nahe sein. Nach TYLER (1969) tritt Puccinellia maritima im östlichen Ostseeraum nirgends bestandesbildend auf. GILLNER (1960) macht hierfür den abnehmenden Salzgehalt der Ostsee verantwortlich, denn nach ELLENBERG (1963) ist der Andel nur dort konkurrenzfähig, "wo seine vergleichsweise hohe Salztoleranz zur Geltung kommt", was durch jüngere Untersuchungen v. WEIHEs (1970) experimentell bestätigt wird.

2.12 Die verschiedenen Varianten der Boddenbinsenweide

Regelmäßig folgt auf das Puccinellietum bei ansteigender Bodenoberfläche die Boddenbinsenweide (Juncetum gerardii). Diese Gesellschaft reicht auf den meisten Strandwällen bis an die erwähnten Mikrokliffs hinab. Im Untersuchungsgebiet sowie an fast allen bewirtschafteten Meeresufern Nord- und Westeuropas verdankt das Juncetum gerardii seine Existenz der Beweidung. SIIRA (1970) beschreibt ein Juncetum gerardii vom Bottnischen Meerbusen, LIBBERT (1940) vom Darß, GILLNER (1960) von der schwedischen Westküste, STEINFÜHRER (1955) von der Schlei. FUKAREK (1969) bezeichnet diese Salzrasengesellschaft als die vorherrschende im Bereich der nordmecklenburgischen Boddengebiete. Experimente von KAUPPI (1967) und CHRISTIANSEN (1937), bei denen die Beweidung ausgesetzt wurde, zeigten, daß die Ausbildung dieser Gesellschaft entscheidend von der Bewirtschaftung abhängig ist. In Gebieten ohne Weideeinfluß, so z.B. auf der Insel Ölsemagle Revle (südlich Kopenhagen) fanden GRAVESEN u. VESTERGAARD (1969) oder auf Little Island MC CREA (1926) kein Juncetum gerardii. Da in neuerer Zeit aus wirtschaftlichen Gründen nicht mehr alle Salzrasen genutzt werden, kommt FUKAREK (1969) zu dem Schluß, daß das Juncetum gerardii verschwinden wird, weil es eine anthropogen bedingte Gesellschaft ist. Nach den Beobachtungen auf dem Graswarder muß man ihm recht geben.

Ein pflanzensoziologisch-systematischer Vergleich der inzwischen beschriebenen Bestände des Juncetum gerardii wurde von FUKAREK (1961) vorgenommen, wobei er gleichzeitig die Nomenklatur durchsichtig machte.

Wie in den meisten anderen Gebieten kommt es auch auf dem Graswarder zur Ausbildung von Dominanzen verschiedener Arten innerhalb der Boddenbinsenbestände. In den niedrigsten Bereichen erlangen Juncus gerardii und Plantago maritima den größten Anteil an der Zusammensetzung der Pflanzendecke. Stellenweise kann Plantago maritima dominierend werden. Deshalb spricht NORDHAGEN (1917) auch von einer Plantago maritima-Agrostis stolonifera-Assoziation, FRÖDE (1949) von einer Juncus gerardii- Plantago maritima- Gesellschaft, VODERBERG

(1955) von einer Juncus gerardii- Plantago maritima-Assoziation, DAHLBECK (1945) von einem Plantago maritima-Isozion, CHAPMAN (1964) von einem Plantaginetum und FUKAREK (1961) von einer Plantago-Salzwiese. Schon OSTENFELD (1908) beschrieb von den Faeröer eine von Plantago maritima beherrschte Assoziation.

Mit zunehmender Erhöhung des Geländes können sich die Anteile der einzelnen Arten stark gegeneinander verschieben. Puccinellia maritima, in den unteren und feuchteren Bereichen regelmäßig vorhanden, wird immer seltener; dafür tritt der Rotschwingel (Festuca rubra) verstärkt auf, bis er zur Vorherrschaft kommt. Weitere Arten, wie Potentilla anserina, Agropyron repens, Trifolium repens, Trifolium fragiferum, Leontodon autumnale und Poa pratensis ssp. irrigata, treten hinzu. Dabei handelt es sich um die Differentialarten der von RAABE (1946) herausgestellten Subass. von Leontodon autumnale.

Salzrasen, in denen der Rotschwingel dominiert, werden von vielen Küstengebieten angegeben. Am Bottnischen Meerbusen erstreckt sich der Rotschwingelrasen in einem Bereich zwischen 28 und 52 cm oberhalb des Hauptwasserstandes (SIIRA 1970) und schließt sich dort ebenfalls an die Salzrasen an, in denen Juncus gerardii dominiert (MÄKIRINTA 1970).

VESTERGAARD u. GRAVESEN (1969) beschreiben von der Insel Ölsemagle Revle einen Rotschwingelrasen, der einen Gürtel von 10 bis 70 cm Breite bildet und 40 bis 80 cm über dem Meeresspiegel liegt. Dabei unterscheiden die Autoren eine niedrige Zone im Bereich von 40 bis 55 cm, in der Festuca rubra nicht blüht, und eine höhere Zone mit blühendem Rotschwingel. Auf Gotland besiedelt eine Festuca rubra- Assoziation (DU RIETZ 1925, nach ENGLUND 1942) bei der säkularen Landhebung die unteren Juncus gerardii-Zonen. Eine Festuca rubra-Gesellschaft mit Armeria, Agrostis und Driftelementen kommt nach GILLNER (1952) an der Westküste Schwedens vor. In der Provinz Södermanland und Östergötland wird Festuca rubra weniger als 10 cm oberhalb des Juncetum gerardii vorherrschend (TYLER 1969a).

DAHLBECK beschreibt eine Festuca-Isozion vom südöstlichen Öresund, HAVAS (1961) vom nördlichen Bottnischen Meerbusen und VAANTORANTA (1964) von Südfinnland. STÖRMER (1933) spricht von einer Festuca rubra-Soziation in der mittleren und oberen "Hygrohalophytenstufe". Auch auf Aaland schließt sich an die Juncus gerardii-Zone eine Festuca rubra-Zone an (PALMGREN 1961). An der Küste Estlands folgt der Juncus gerardii-Ass. eine "subhalophile Gesellschaft", in der Festuca rubra dominiert (LIPPMAA 1934).

Nicht nur an der Ostsee sind Rotschwingelrasen weit verbreitet, sondern auch an der Nordsee. STOCKER (1925) unterscheidet an der Küste der Außenweser von Bremerhaven bis Cuxhaven drei gürtelförmige Assoziationen: das Salicornietum, das Puccinellietum maritimae und "das nicht mehr ausgesprochen halophytische Festucetum rubrae". Die gleiche Einteilung von Salzrasen im Deichvorland nahmen WOHLENBERG u. PLATH (1953) vor. CHAPMAN (1964) fand auf weiten Flächen sandiger Marschen der Westküste Englands ein Nebeneinander von Puccinellietum und Festucetum. Auch in Südengland geht die Vegetation im oberen Teil der Marsch in ein Festucetum rubrae über (PERRATON 1953).

Die unterschiedlichen Höhenangaben für Rotschwingelrasen über dem Meeresspiegel und die großen Variationen in der floristischen Zusammensetzung lassen sich mit den verschiedenen Nutzungsweisen und deren Intensität erklären. Auf das Verhältnis zwischen Boddenbinse und Rotschwingel wird später noch näher eingegangen werden.

In Senken, in denen vornehmlich im Frühjahr das Wasser länger gestaut bleibt, kommt es zur Dominanz des Ausläufer-Straußgrases (Agrostis stolonifera). Diese Beobachtung wurde auch von LIPPMAA (1931), LIBBERT (1940), FUKAREK (1941), HUNT (1969) und TYLER (1971) gemacht. Nach Aussagen ENGLUNDs (1942) entwickelt sich Agrostis stolonifera üppig in den Senken, unabhängig davon, ob eine Überflutung mit süßem oder salzigem Wasser stattfindet. Nach Experimenten von STOFFERS (1963) zeigt dieses Gras eine erhöhte Leistung, zumindest bei kurzfristigen Überflutungen. Im Bereich des bottnischen Meer-

busens (KAUPPI 1967, MÄKIRINTA 1969, TYLER 1969), auf der Insel Ölsemagle Revle (GRAVESEN u. VESTERGAARD 1969) und im Tidegebiet der Niederelbe (KÖTTER 1952) bildet es eine deutlich gesonderte Zone in der Vegetationsabfolge am Strand. Das ist auf dem Graswarder nirgends der Fall.

Auf Grund der Dominanz von Agrostis stolonifera, Juncus gerardii und Festuca rubra unterscheiden WESTHOFF u. HELD (1969) drei Varianten des Juncetum gerardii, für deren Auftreten in erster Linie die Intensität der Beweidung, die Höhenlage und der Salzgehalt verantwortlich gemacht werden.

Auf den jüngeren Wällen des Graswarders sind im Juncetum gerardii Centaurium pulchellum und Pholiurus incurvatus ungewöhnlich häufig. Offenbar bevorzugen diese Arten etwas sandigere Böden (KLOSS 1969).

2.13 Die Vegetation der Strandwallkuppen

Auf den Kuppen der beweideten Strandwälle wächst eine Trittrasengesellschaft, die sich in ihrem Artengefüge von den niedrigeren, alten Wällen zu den höheren, jungen Wällen zunehmend verändert. Die ältesten Wälle tragen eine völlig geschlossene Pflanzendecke; diese lockert sich mit abnehmendem Alter der Wälle immer stärker auf. Unter der Grasnarbe der alten Wälle hat sich selbst auf den Kuppen eine ca. 20 cm hohe organische Auflageschicht gebildet. Auf den jüngsten Wällen treten Geröll und Sand noch offen zutage. Hier beginnen Pflanzen gerade Fuß zu fassen. Da sich die Vegetation im Laufe der Jahrhunderte ihren Standort selbst verbessern konnte, ist es nicht verwunderlich, daß auf den älteren Wällen anspruchsvollere Arten zu finden sind als auf den jüngeren. Geradezu prädestiniert für die Kuppen alter Wälle scheint Lolium perenne, das Englische Raygras, zu sein. Es wird von KLAPP (1951) als "Urbild des Weidegrases für intensive Nutzung" bezeichnet. ELLENBERG (1952) erklärt die starke Konkurrenzkraft dieses Grases mit einem guten Regenerations- und Bestockungsvermögen in Verbindung mit einer schnellen Wachstumsgeschwindigkeit. BEDDOWS (1967) hält ein Überleben

von Lolium in unbewirtschafteten Weiden für unmöglich. Nach RAABE (1951) kann Lolium perenne bei intensivem Verbiß einartige Bestände ausbilden und ist in der Lage, Salz zu ertragen, wenn auch in geringem Maße. Daher erreicht das Weidelgras hohe Anteile an der Grasnarbe. Häufig bildet es eine Weidelgras-Breitwegerich-Trittflur (Lolio-Plantaginetum maioris), für die nach ELLENBERG (1963) Arten wie Lolium perenne, Matricaria matricarioides, Plantago maior, Poa annua und Polygonum aviculare charakteristisch sind. Innerhalb dieser Gesellschaft kommt es zur Ausbildung von Pfaden, auf denen nur noch Poa annua zu finden ist. Solche Trittpfade verdanken ihre Entstehung dem Verhalten der Weidetiere. Sie bewegen sich z.B. auf dem Weg zur Tränke immer dicht hintereinander und selten nebeneinander (vgl. BATES 1935 und BOTHMER 1953).

Mit zunehmender Höhe der Strandwälle erreicht das Lolietum eine standörtliche Grenze, die nach KLAPP (1965) durch die Trockenheit grundwasserfreier Sandböden gegeben wird. Infolge der Verschlechterung von Nährstoff- und Wasserversorgung gedeiht Lolium perenne immer schwächer und läßt genügsamere Arten hervortreten. Die Grasnelke (Armeria vulgaris), ebenfalls eine Art, die durch Weidegang begünstigt wird (MORSS 1927, TANSLEY 1949, CHAPMAN 1960, 1964), kann z.B. auf den jüngeren Wällen über 50 % der Fläche decken und sie zur Blütezeit im Mai eindrucksvoll hervorheben. Das Auftreten der Grasnelke so hoch über dem Meeresspiegel wurde schon 1930 von GESSNER als bemerkenswert empfunden. Auf gleichem Niveau wie auf dem Graswarder fand RAABE (1950) die Grasnelke auf Fehmarn und SAEGEBARTH (1966) auf Poel. An der Nordsee und in den Salzrasen der Britischen Inseln wächst Armeria innerhalb des Juncetum gerardii bzw. oberhalb des Puccinellietum (YAPP, JOHNS u. JONES 1917), also einem viel niedrigeren Niveau als an der Ostsee. Zur Erklärung dieses unterschiedlichen Verhaltens von Armeria lieferte LEFEBVRE (1969) einen wesentlichen Beitrag durch seine Untersuchungen entlang der Nord- und Ostsee. An der mecklenburgischen Küste wurde ein überwiegendes Auftreten der Varietät elongata festgestellt; im Bereich von Heiligenhafen gehören 85 % zur Varietät intermedia und 15 % zu elongata. An den Küsten Skandinaviens wird

die Varietät elongata von der Varietät maritima abgelöst. Im Christianskoog ist das Verhältnis maritima zu intermedia bereits 87 : 13.

Die Quecke (Agropyron repens) tritt auf allen Wällen des Graswarders auf, erreicht aber im beweideten Bereich nur geringe Deckungsprozente. Je höher die Wälle, desto häufiger werden Arten trockener Standorte, z.B. Galium verum, Viola tricolor, Sedum acre, Hieracium pilosella, Carex arenaria und Aira praecox (s. Tab. 1). Das Artengefüge dieser Trockenrasen ähnelt schließlich dem der Festuca ovina - Galium verum littorale Assoziation (BR.-BLANQUET et DE LEEUW 1936, TÜXEN 1937), wie sie auch RAABE (1950) von der Insel Fehmarn und GILLNER (1952) von Südschweden beschrieben haben.

2.2 Die Vegetation des unbeweideten Teiles

Wie stark die Viehweide das Erscheinungsbild eines Salzrasens beeinflußt, wird besonders dann erkennbar, wenn ein Teil eines vorher einheitlichen Rasens nicht mehr beweidet wird. Ein kleiner Abschnitt des Graswarders wurde nach dem 2. Weltkrieg nicht in das eingezäunte Vogelschutzgebiet mit einbezogen (vgl. Abb. 2). Nur in den ersten Nachkriegsjahren wurden hier, nach Aussagen älterer Bürger, Ziegen angepflockt; seit mehr als 20 Jahren findet aber keine Beweidung mehr statt.

Die Vegetation der nicht mehr beweideten Strandwälle hat sich völlig verändert. Der Pflanzenbestand ist nicht nur wesentlich höher geworden, sondern auch seine floristische Zusammensetzung hat sich stark gewandelt. Dabei verschoben sich die Dominanzverhältnisse der bereits von der beweideten Seite her bekannten Arten. Außerdem traten neue Arten auf, während andere zum Teil ganz verdrängt wurden (vgl. LÜDI 1932, ASHBY 1963).

Der Beginn einer solchen Umstellung konnte im Untersuchungsgebiet durch Anlage von eingezäunten Dauerquadraten im beweideten Gelände studiert werden. Im ersten Jahr nach Beendigung der Beweidung waren die vorhandenen Pflanzen nur höher aufgewachsen. Im dritten Jahr kam es bereits zur gegenseitigen

Verschiebung einzelner Pflanzenarten. Auf der Wallkuppe konnte sich rasch Agropyron repens ausbreiten. Da die Quecke höherwüchsig ist, wurde besonders Lolium perenne beschattet und zurückgedrängt. Ein vermehrtes Auftreten der Quecke konnte auch RAABE (1965) bei Sukzessionsstudien auf unbeweideten Salzrasen in der Heikendorfer Bucht beobachten. Im Boddenbinsenbestand scheint die Veränderung nicht so schnell vor sich zu gehen. Nur Festuca rubra breitet sich zunehmend aus.

Eine ähnliche Entwicklung wurde von CHRISTIANSEN (1927) nach zehnjährigen Studien von Dauerquadraten auf der Lotseninsel (Schleimünde / Ostsee) genauer beschrieben. Die Lotseninsel besteht, wie der Graswarder, aus einem Strandwallsystem (HINTZ 1955). Auf einer anfangs zu 80 % mit Juncus gerardii bewachsenen Fläche gab es nach 10 Jahren keine Boddenbinse mehr, dafür aber 80 % Rotschwingel. Eine Agrostis stolonifera-Zone ging ebenfalls in einen Festuca rubra-Bestand über, und ein Andelbestand in eine Boddenbinsengesellschaft. Durch das Aufhören eines so entscheidenden Faktors, wie es die Beweidung offenbar ist, wurde das Gleichgewicht, in dem sich die Pflanzengesellschaften befanden, so stark gestört, daß in den meisten Zonen eine Verschiebung oder ein völliger Umbau der Gesellschaften eintrat.

Von einem Gleichgewicht, das sich bei Veränderung eines Faktors neu einstellen muß, sprechen auch POORE u. ROBERTSON (1949). Ein nicht mehr beweideter Plantago maritima-Rasen ging auf St. Kilda (45 Meilen westl. der Hebriden), ebenso auf Blakeney point, Norfolk (WHITE 1961) und Skokholm (GILLHAM 1955) in einen Rotschwingelrasen über. Streifenprofile auf beweideten und unbeweideten Uferwiesen am nördlichen Bottnischen Meerbusen wurden von KAUPPI (1967) angelegt. Auch hier konnte sich Festuca rubra bei Nichtbeweidung ausdehnen. Abweichend von allen bisher genannten Autoren kam GILLHAM (1953) nach Untersuchungen auf der unbeweideten Insel Grassholm und der beweideten Insel Skokholm (Pembrokeshire) zu dem Ergebnis, daß ein Festuca-Bestand an vielen windexponierten Stellen die natürliche Klimaxgesellschaft darstellen würde.

RANWELL (1961) konnte experimentell feststellen, daß eine Spartina-Marsch nach 10-jähriger Beweidung von Puccinellia maritima überwuchert wird.

2.21 Röhrichte

Größere Röhrichtbestände sind auf dem beweideten Teil des Graswarders heute nicht mehr vorhanden. Sie waren aber verbreitet, als noch keine Weidenutzung stattfand. Unter den jetzigen Juncus gerardii-Beständen finden sich kaum zersetzte Schilftorfe (vgl. Abb. 3).

Bolboschoenus maritimus bevorzugt flache Tümpel oder schiebt sich in größeren Herden in das offene Wasser vor. Seine Bestände sind meist einartig. Schoenoplectus tabernaemontani ist bei Heiligenhafen selten und wurde dominant nur in einer Lagune innerhalb eines Scirpus maritimus-Bestandes gefunden (vgl. CHRISTIANSEN 1938, EGGERS 1969). Das Schilf, Phragmites communis, bedeckt von allen Röhrichtpflanzen die größten Flächen. Die Ausbreitung der Bestände dürfte von einigen Tümpeln durch vegetative Vermehrung ausgegangen sein. Dieses von ELLENBERG (1963) als kampfkräftigste Art unter den mitteleuropäischen Wasserpflanzen bezeichnete Gewächs wird wegen seiner Wuchshöhe und der damit verbundenen Schattenwirkung zum schärfsten Konkurrenten aller Salzrasenpflanzen (s. auch HÜRLIMANN 1951 und HASLAM 1971). Obwohl das Schilf bis zu einer Wassertiefe von 2 m vorrücken kann (TOTH 1960) und erst dann seine physiologische Grenze erreicht (ELLENBERG 1963), ist es bisher noch nicht an die offenen Lagunenränder vorgedrungen. Möglicherweise ist die Erosion durch Wellenschlag, die sich auf das Gedeihen der Schilfbestände negativ auswirkt (BAUMANN 1911, PEARSALL 1917, VAARAMA 1938, HÜRLIMANN 1951, TOTH 1960), trotz der minimalen Wasserstandsschwankungen der Ostsee dafür verantwortlich zu machen.

Die Schilfbestände auf den unbeweideten Flächen des Graswarders sind nicht so hochwüchsig wie die Röhrichte an den Ufern eutropher Seen. Solch niedriger Wuchs wurde auch an anderen salzbeeinflußten Standorten festgestellt (SCHEER

1949, HEJNY 1960, BJÖRK 1967, HASLAM 1969). Trotz desselben können die Bestände so dicht werden, daß sie anderen Arten ein Eindringen verwehren (vgl. NIENBURG u. KOLUMBE 1931, STEINFÜHRER 1945, EGGERS 1969 u.a.). Nur an den Rändern der Rethbestände dringen einige Arten der Salzrasen ein.

2.22 Verschiedene Varianten des Rotschwingelrasens

Das Juncetum gerardii, das auf der beweideten Seite große Flächen einnimmt, ist auf der unbeweideten Seite nirgends mehr vorhanden. Kleine Boddenbinsenbestände konnten sich nur noch in der Nähe von Wegen und auf einer Fläche halten, die Kinder eines nahegelegenen Jugendheimes als Spielplatz benutzen. Aber sogar an diesen Stellen dennte sich der Rotschwingel aus. Gleichzeitig wanderten im Laufe der Zeit neue Arten ein. So kam es zu einem mosaikförmigen Ineinandergreifen verschiedener Pflanzenbestände.

Der gesamte Bereich des ehemaligen Juncetum gerardii läßt sich heute als Rotschwingelrasen mit verschiedenen Varianten bezeichnen. Nicht nur in der Lage über dem Meeresspiegel, sondern auch in der floristischen Zusammensetzung weichen unbeweidete Rotschwingelrasen von beweideten ab. In den nunmehr von Festuca besiedelten Flächen sind nicht nur die Wasserverhältnisse, sondern auch die Salzverhältnisse anders als vorher. Die in der Literatur angegebenen weiten Standortsamplituden des Rotschwingels lassen sich auf dem Graswarder ebenfalls beobachten und sind hier zwanglos durch das Vorhandensein beweideter und unbeweideter Flächen zu erklären. Das Auftreten von Rotschwingelrasen auf salzreicheren Standorten als denen der Boddenbinsenweide auf der Außenmarsch Skallingens (IVERSEN 1936) ist sehr wahrscheinlich eine Folge des Fehlens von Weidetieren. Entsprechendes gilt für den Rotschwingelrasen mit Statice limonium auf Little Island (MC CREA 1926). Artemisia maritima und Statice limonium gehören auf den unbeweideten Flächen des Graswarders zu den aspektbildenden Arten. Beide Arten können getrennte Herden

bilden oder durcheinanderwachsen. Ihr Auftreten zeigt bereits eine weitere Stufe in der Sukzession an.

Diese Pflanzengesellschaft kann auch als Artemisietum maritimae bezeichnet werden (HOCQUETTE 1927, BRAUN-BLANQUET u. DE LEEUW 1936). Eine entsprechende Vegetation wird von CHRISTIANSEN (1927) als Staticetum limoniae beschrieben. TANSLEY (1949) findet ein Limonietum vulgaris auf den höheren Stellen des Puccinellietum. Über ein rotschwingelreiches Artemisietum mit Limonium vulgare und Artemisia maritima als abwechselnden Dominanten berichtet GILLNER (1960) von der Insel Läsö im Kattegatt. In vielen Gebieten ist das Artemisietum nur fragmentarisch ausgebildet (s. z.B. FRÖDE 1957/58, TÜXEN et al. 1957, BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW 1936),oder es kommt an Abbruchkanten, erhöhten Punkten oder Rändern vor (RAABE 1950, KLEMENT 1953, KNAUER 1953 und GILLNER 1965). Die fragmentarische Ausbildung dieser Pflanzengesellschaft dürfte in erster Linie auf Weidenutzung fast aller Salzrasen zurückzuführen sein, obwohl GILLNER (1960) den Einfluß dieses Faktors auf Limonium und Artemisia als gering bezeichnet und die Seltenheit der beiden Arten wärmeklimatisch erklärt. Nach Auffassung dieses Autors wird Limonium durch Beweidung sogar gefördert. Auch VODERBERG (1955) fand auf einer jahrhundertealten Werderinsel, die schon immer dem Kultureinfluß unterlag, ein beachtenswertes Auftreten von Limonium vulgare. YAPP (1917), MORSS (1927), WEEVERS (1940), CHAPMAN (1960), BEEFTINK (1966) und andere vertreten jedoch die gegenteilige Meinung. Beide Auffassungen lassen sich vereinigen, wenn man die Intensität der Beweidung berücksichtigt. Bei starker Beweidung werden die genannten Arten eliminiert. Hört die Beweidung ganz auf, kommen Röhrichte hoch, die zu überlegenen Konkurrenten werden. Bei schwacher Beweidung existieren alle Arten nebeneinander. Nach Beobachtungen von KLOSS u. SUCCOW (1966), BOORMAN (1967, 1968) und KLOSS (1969) wird Limonium auf mäßig beweideten Flächen begünstigt. Für das Gedeihen von Artemisia und Limonium scheint außerdem eine gute Durchlüftung des Bodens von Bedeutung zu sein (RAABE 1950, KLOSS u. SUCCOW 1966). Obione portulacoides, wie sie in Beständen des Artemisietum an der Nordsee vorkommt, fehlt im Untersuchungsgebiet.

2.23 Queckenbestände auf den Strandwallkuppen

Auf den Strandwallkuppen kam es in den Dauerquadraten zur Ausbreitung der Quecke. Am Ende einer solchen Entwicklung können Reinbestände große Flächen bedecken, weil die Rhizome ein dichtes Netzwerk bilden (s. auch BATES 1935). Die einzelnen Flecken erscheinen dabei in den verschiedensten Grüntönen. Nicht nur die Farben der Blätter und der Blütenstände variieren, auch die Grannenlänge kann sehr unterschiedlich sein. Jeder einzelne Queckenbestand ist wahrscheinlich von einem Individuum ausgegangen. Klone mit den unterschiedlichsten äußeren Erscheinungsformen können unmittelbar nebeneinander wachsen. Auf die große Variationsbreite der äußeren Merkmale bei Agropyron repens wiesen auch PALMAR u. SAGAR (1963) hin. Eine Agropyron-Gesellschaft, die nur etwas höher als Festuca rubra wird, beschrieben GRAVESEN und VESTERGAARD (1969) von Ölsemagle Revle.

STÖRMER (1938) berichtete von einer Agropyron repens - Potentilla anserina-Soziation. TÜXEN u. BOCKELMANN (1937) untersuchten ausdauernde Fingerkraut - Queckenrasen. Nach WESTHOFF u. HELD (1969) treten solche Bestände in relativ unstabilen Milieus auf, nämlich in den Übergangszonen zwischen den Extremen trocken - naß, nährstoffreich - nährstoffarm und salzig - süß. WETZEL (1966) sprach von "gestörten" Standorten, an denen das vermehrte Auftreten der Quecke ein Übergangsphänomen zu sein scheint. Alle zitierten Beobachtungen treffen für die Strandwälle des Graswarders zu. Die Wallkuppen können bei Hochwasser überflutet werden. Es kommt dann zu einer zeitweiligen Vernässung und Versalzung. Im Sommer trocknen die Wallkuppen stark aus. Mit zunehmenden Niederschlägen werden die Salze ausgewaschen. Nach dem Aufhören der Beweidung befinden sich die Pflanzengesellschaften noch in Übergangsstadien.

Als floristische Besonderheit tritt in den Queckenbeständen auf den unbeweideten Strandwallkuppen des Warders die breitblättrige Kresse (Lepidium latifolium) auf. Diese Pflanze scheint sich in zunehmender Ausdehnung zu befinden. Grasnelke

und Deutsches Weidelgras können sich nur noch an betretenen Stellen halten. Das Gänsefingerkraut findet auch in unbeweideten Flächen immer wieder eine Möglichkeit sich auszubreiten. So konnte während der letzten Jahre im unbeweideten Gebiet stellenweise folgende Erscheinung beobachtet werden: Der Rotschwingelrasen produzierte so viel Streu, daß diese im folgenden Winter und Frühjahr nicht genügend abgebaut werden konnte und die davon überdeckten Pflanzen vermutlich erstickten. Auf derartigen Flächen begann dann eine Sukzession mit Potentilla anserina.

3. Ökologische Untersuchungen

3.1 Untersuchte Standorte, Probennahme und Untersuchungsmethoden

3.11 Auswahl der Probeflächen

Die Auswahl der Probeflächen richtet sich nach den Geländeformen und den vorhandenen Pflanzengesellschaften. Da ein Teil der Graswarderstrandwälle beweidet und ein Teil nicht beweidet wird, ergab sich bereits aus der unterschiedlichen Nutzungsweise eine Gliederung in zwei Bereiche. Entsprechend dem Ansteigen eines Strandwalles von der Sohle (feucht) hinauf zur Kuppe (trocken), haben sich sehr unterschiedliche Pflanzengesellschaften ausbilden können. Durch diese Zonierung der Salzrasengesellschaften war die Feingliederung für die Wahl von Probeflächen vorgezeichnet. Sie konnten nur in großflächig einheitlichen Pflanzenbeständen angelegt werden. Die Entnahme von Bodenproben aus allen Varianten der verschiedenen Pflanzengesellschaften hätte einen nicht durchführbaren Analysenaufwand bedeutet. Deshalb beschränkte ich mich auf einige wesentliche Ausbildungsformen. In den meisten ausgewählten Pflanzengesellschaften wurden Untersuchungen auf 5 eng nebeneinanderliegenden Probeflächen von je 5 m^2 durchgeführt. Parallele Untersuchungen in der gleichen Gesellschaft fanden an mindestens 5 Stellen statt, die weiter voneinander entfernt sind oder auf verschiedenen Wällen liegen. Die Probeflächen wurden möglichst in Transekten über verschiedene Strandwälle angeordnet. Alle wurden in ein Luftbild eingetragen und im Gelände durch Zeichen markiert; sie verteilen sich wie folgt:

Tab. 2: Verteilung und Zahl der untersuchten Probeflächen

Pflanzengesellschaften	Flächenzahl
A. Beweidete Strandwälle	
1. Andelrasen	10
2. Boddenbinsenweide	
a) Plantago maritima-reich	6
b) Juncus gerardii-reich	5
c) Festuca rubra-reich	5
d) Leontodon autumnale-reich	5
3. Trittrasen der Strandwallkuppen	5
B. Unbeweidete Strandwälle	
1. Phragmites communis-Bestände	5
2. Juncus maritimus-Bestände	5
3. Rotschwingelrasen	
a) Artemisia maritima-reich	5
b) Bestände ohne Artemisia maritima	5
4. Queckenrasen der Wallkuppen	10

3.12 Entnahme der Bodenproben

Aus allen Gesellschaften wurden Proben aus dem obersten durchwurzelten Bodenbereich monatlich mit einem Pürckhauer entnommen. Überall dort, wo die Mächtigkeit der organischen Auflagerungen über 35 cm betrug, lagen die Entnahmetiefen bei: 0-5 cm, 10-15 cm und 30-35 cm. Bei geringeren Torfmächtigkeiten wurde der dritte Horizont jeweils weiter zur Oberfläche verlagert. Auf diese Abweichungen wird bei Beschreibung der Abbildungen hingewiesen. Ein Eindringen des Bohrstockes in den Mineralboden wird durch Schotterlagen oder grobes Geröll nahezu unmöglich gemacht. Von den Oberflächenproben (0-5 cm) wurden grüne Pflanzenteile abgetrennt und frische Streu abgesammelt. Grobe Wurzeln und Rhizome (besonders im Juncetum gerardii und in Agropyron repens-Beständen) wurden weitgehend entfernt. Da eine Trennung von toten und lebendigen Wurzeln

(vgl. TYLER 1971) schwierig ist, tritt in diesen Proben ein gewisser Fehler gegenüber Proben aus größeren Tiefen auf. Über die Größe dieses Fehlers lassen sich generell keine Aussagen machen, zumal er sich bei der Analyse der verschiedenen Elemente recht unterschiedlich auswirken dürfte. Die Proben wurden in verschließbaren Gläsern transportiert und im Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen aufgearbeitet.

In der vorliegenden Arbeit sollte in erster Linie der Jahresgang der Chloridkonzentrationen unter den flächenmäßig am häufigsten verbreiteten Pflanzengesellschaften analysiert werden. Es sollte geprüft werden, welche Bedeutung der Salzfaktor bei der Zonierung der Pflanzenbestände hat. Dabei sollten sich die Aussagen nicht auf zufällig entnommene Stichproben stützen, sondern die ganze Variationsbreite einer Gesellschaft gegenüber diesem einen Faktor erfassen.

Weil sich die Faktoren Wasserhaushalt und Salzgehalt nicht trennen lassen, bedurfte es Messungen über die Schwankungen des Grundwasserspiegels. Niederschlagsdaten und Überflutungshäufigkeiten waren unerläßlich zur Interpretation der Jahresgänge der Chloridgehalte.

Über die Nährstoffverhältnisse unter Salzrasengesellschaften liegen kaum vergleichbare Daten vor. Mit der Bestimmung der C/N-Verhältnisse aller untersuchten Probeflächen sollten Erkenntnisse über die Stickstoffversorgung der Pflanzengesellschaften gewonnen werden. Gerade der Graswarder mit seinen unterschiedlichen Nährstoffvorräten schien für diese Untersuchung besonders geeignet. Für die Untersuchungen wurden folgende Methoden angewendet:

3.13 Untersuchungsmethoden

Alle Proben wurden im frischen, feuchten Zustand gewogen, anschließend bis zur Gewichtskonstanz (ca. 48 Stunden) getrocknet und wiederum gewogen. Die vollständige Entnahme der Proben aus den Gefäßen nach dem Trocknen ist besonders wichtig, weil

die Salze sehr unregelmäßig an der Probe selbst oder am Glasrand ausblühen können. Aus diesem Grunde ist auch ein besonders feines Mahlen (staubfein) und Durchmischen der Bodenproben notwendig. Bei der Bestimmung des Gesamtstickstoffs beeinflussen grobe Torfpartikel oder Sandkörner die Analysenparallelen beträchtlich.

3.131 Bestimmung der Chloridkonzentration

Da Untersuchungen über die Chloridkonzentrationen im Bodenwasser den größten Teil der Arbeit ausmachen, wurden verschiedene Vorversuche durchgeführt.

Vorweg wurde geprüft, ob der Inhalt des Pürckhauer-Bohrstabes von 5 cm Länge ausreichend ist. Ein Würfel mit einer Kantenlänge von ca. 20 cm wurde mehrfach geteilt und jede Teilprobe für sich analysiert. Das Ergebnis ist in Abbildung 5 dargestellt worden. Die kleinste Einheit entspricht etwa der Größe der entnommenen Bohrstockproben. Aus den Zahlen ist gleichzeitig die Streuung der Chloridkonzentrationen am Standort auf kleinstem Raume zu entnehmen.

Für die Bestimmung des Chlorides wurden von den staubfein zermahlenen Proben zwischen 500 mg und 5 g verwendet. Die unterschiedlichen Mengen richteten sich jeweils nach dem Salzgehalt des Bodens. Die Proben wurden grundsätzlich vor dem Einwiegen noch einmal nachgetrocknet. Analysenergebnisse von lufttrockneten Böden liegen ausnahmslos zu niedrig. Bei einer Versuchsserie mit 30 unterschiedlichen Proben (sandig - torfig) wurden Analysen nach dem Mahlen ohne nochmaliges Trocknen, mit 30 Minuten Nachtrocknen, 2 Stunden und 6 Stunden durchgeführt.

Die Ergebnisse bei 30-minütiger Nachtrockenzeit zeigten bei allen Proben höhere Werte mit einer Variationsbreite von 3-9 %. Längere Trocknungszeiten brachten keine veränderten Ergebnisse.

In den ersten Monaten wurden die Proben in einem 300 ml Erlenmeyerkolben mit ca. 100 ml Aqua dest. aufgeschlemmt und

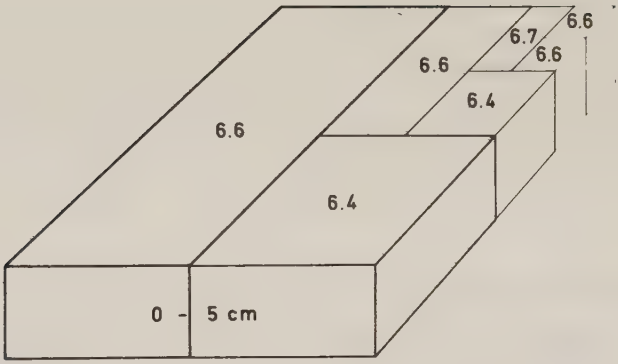

Abb. 5: Größe der entnommenen Bodenproben und natürliche Streuung der Chloridkonzentrationen (in ‰) auf kleinstem Raume (Kantenlänge ca. 20cm)

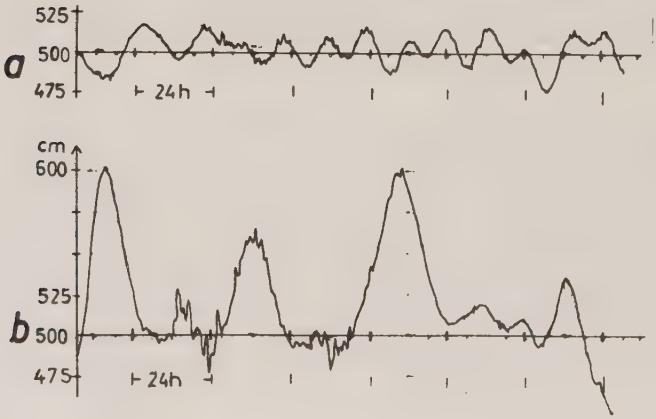

Abb. 6: Die Wasserstandsschwankungen der Ostsee bei Heiligenhafen. a) während einer Woche im Sommerhalbjahr, b) während einer Woche im Winterhalbjahr

in der Schüttelmaschine gemischt. Aus einer Versuchsserie mit variierten Schüttelzeiten (10, 20, 30 Minuten, 1, 2, 6 und 12 Stunden) ergab sich, daß bereits nach 10 Minuten alle Salze ausgewaschen waren. Durch einen weiteren Vorversuch, bei dem ein Teil der Proben in einem 250 ml Becherglas ebenfalls mit ca. 100 ml Aqua dest. aufgeschlemmt wurden und stehenblieben, ein anderer Teil geschüttelt wurde, konnte geklärt werden, daß ein Schütteln der Proben nicht notwendig war. Das direkte Aufschlemmen im Becherglas erbrachte gleiche Ergebnisse.

Die Titration der Bodenproben erfolgte in jedem Falle in einem 250 ml Bercherglas mit Hilfe einer Einstabmeßkette (Silberelektrode) der Firma Schott (Mainz). Kleinere Gläser sind nicht geeignet, weil sich Elektrode und Ort des Tropfeneinfalls nicht genügend trennen lassen. Während der Titration mit n/10 $AgNO_3$ befand sich das Becherglas mit der aufgeschlemmten Bodenprobe auf einem Magnetrührer, der für eine gleichmäßige und schnelle Verteilung der Titerlösung sorgte. Der Chloridgehalt wurde auf 100 g Trockenboden in % errechnet. Angaben des Chloridgehaltes in Prozent des Trockenbodens sagen nichts über die physiologische Wirksamkeit der Salze im Boden aus. Daher wurden die Cl^--Bestimmungen anhand der bekannten Wassergehalte der Proben auf die Bodenlösung bezogen. Jede Analyse einer Bodenprobe wurde mit entsprechender Parallele durchgeführt.

3.132 Bestimmung des Gesamtstickstoffgehaltes

Zur Bestimmung des Gesamtstickstoffs wurden die Bodenproben nach Kjeldahl mit einem Selenreaktionsgemisch (BREMNER 1960) aufgeschlossen und die Aufschlußlösung nach Hoffmann in 2 %ige Borsäure destilliert. Das in der Vorlage gewonnene Ammoniumborat wurde mit 0,1 n Schwefelsäure titrimetrisch bestimmt. Zur Methode und ihren Fehlerquellen siehe SCHMIDT (1970).

3.133 Bestimmung des Gesamtkohlenstoffgehaltes

Der Kohlenstoffgehalt der Bodenproben wurde mit Hilfe eines Gasanalysengerätes nach Woesthoff bestimmt. Die trockene Verbrennung der Bodenproben erfolgte im Sauerstoffstrom bei 1000° C.

Sowohl bei der Bestimmung des Stickstoffs als auch bei der des Kohlenstoffes lagen die maximalen Abweichungen der Analysenparallelen vom Mittelwert bei 2,5 %. Bei der Bestimmung des Kohlenstoffes kann es bei sehr niedrigen Gehalten zu größeren Abweichungen kommen (vgl. SCHMIDT 1970). Eine Verbesserung der Ergebnisse durch Steigerung der Einwaagemenge ist aus technischen Gründen nicht möglich. Da in der vorliegenden Arbeit fast alle Proben aus den organischen Auflagerungsschichten der Strandwälle entnommen worden sind, treten Abweichungen über 2,5 % kaum auf.

3.134 Messung der Grundwasserstände

Der Stand des Grundwassers wurde in Brunnen aus durchbohrten Kunststoffrohren mit einem Durchmesser von 8 cm gemessen. In Pflanzengesellschaften mit mächtigen organischen Auflagerungen ließen sich die Rohre mit Hilfe eines Bodenbohrers leicht einsetzen. Brunnen auf Wallkuppen mußten eingegraben werden, weil ein schnelles Nachrutschen nasser Sande das relativ kleine Bohrloch sofort zuschlemmte. Diese Brunnen wurden außerdem in ein Drainage-Rohr mit einem etwas größeren Durchmesser geschoben, das ebenfalls aus Kunststoff bestand und mit engen Schlitzen versehen war, um ein Versanden zu verhindern. Alle Rohre wurden mit einem Deckel versehen und schlossen nach oben mit der Bodenoberfläche ab. Die Messung, vom Brunnenrand bis zum Wasserspiegel, erfolgte mit einem Zollstock.

3.135 Einnivellierung der Strandwallhöhen

Angaben über die Höhenlage verschiedener Pflanzengesellschaften und Probeflächen über dem Meeresspiegel wurden durch einfaches Nivellieren gewonnen. Als relativer Bezugspunkt diente der augenblickliche Wasserstand der Lagunen, die offen mit dem Meere verbunden sind. An Hand eines selbstregistrierenden Pegelschreibers in geringer Entfernung vom Untersuchungsgebiet (siehe Abb. 2, Buchst. c) war es möglich, die jeweiligen Wasserstände auf den Normalwasserstand umzurechnen.

3.14 Statistische Methoden

In der vorliegenden Arbeit werden häufig arithmetische Mittel ($\bar{x}$) verwendet. Liegen die Einzelbeobachtungen einer Reihe bzw. die Analysen für eine Pflanzengesellschaft nicht sehr weit auseinander, so wird außer dem Mittelwert nur die gesamte Variationsbreite, also das Minimum und das Maximum, angegeben. Da aber die Variationsbreite mit zunehmender Anzahl der Einzelwerte größer wird, sind diese Angaben nicht immer ausreichend, und es empfiehlt sich, die Standardabweichung (s) zu berechnen (CAVALLI - SFORZA 1972). Diese wird auch als mittlere quadratische Abweichung oder Streuung bezeichnet und nach folgender Formel berechnet:

$$s = \pm \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Ein Vergleich der Streuung innerhalb eines Jahresganges oder der Streuungen um Mittelwerte verschiedener Standorte wird durch die Berechnung des Variationskoeffizienten (s %) möglich:

$$s\,\% = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100$$

Um verschiedene Mittelwerte sowie ihre Streuungen miteinander zu vergleichen, wurde der t - Test durchgeführt. Allgemein lagen Analysenserien mit gleicher Anzahl von Einzeldaten

vor. Nach DOERFEL (1965) vereinfacht sich dann die Berechnung des t - Wertes wie folgt:

$$t = \frac{(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)}{s} \cdot \sqrt{\frac{n}{2}}$$

Werden die Signifikanzschwellen für t nach Student, bei entsprechender Anzahl der Freiheitsgrade, mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von P = 10 % (90 % aller Werte müssen innerhalb des Intervalls von + t bis - t liegen) überschritten, gelten die Differenzen als gesichert; bei P = 5 % als gut gesichert und bei P = 1 % als sehr gut gesichert.

3.2 Hydrologische Verhältnisse im Untersuchungsgebiet

3.21 Die Schwankungen des Meeresspiegels

Im Gegensatz zur Nordsee, wo regelmäßig Ebbe und Flut auftreten und weite Flächen des Außendeichslandes vom Salzwasser überflutet werden, macht sich der Tidehub in der Ostsee kaum bemerkbar. Die Wasserstandsschwankungen im Untersuchungsgebiet werden von einem automatischen Pegelschreiber genau aufgezeichnet; er befindet sich am Festland gegenüber dem Graswarder bei Heiligenort (vgl. Abb. 2). Da die Schreibbögen sehr großformatig sind, kann ein Überblick über den Verlauf der Wasserstandsschwankungen während des Jahres nur gewonnen werden, wenn der Kurvenverlauf vereinfacht und komprimiert wird. Bei einer fotografischen Verkleinerung würde der Kurvenverlauf sehr unübersichtlich werden, so daß in Anlehnung an die Arbeiten GILLNERs (1960, 1965) nur jeweils der niedrigste und der höchste Wasserstand für 24 Stunden in Form eines vertikalen Striches dargestellt wurden. Abb. 6 zeigt den Kurvenverlauf von fotografisch verkleinerten Wochenbögen. Kurve a gibt die Normalverhältnisse der Wasserstandsschwankungen wieder, wie sie für viele Wochen der Vegetationsperiode gilt.

Durch Wind- (TYLER 1971) und Luftdruckvariationen (GILLNER 1960) kommt es vor allem im Winterhalbjahr zu beträchtlichen Wasserstandsunterschieden. In dieser Zeit treten die höchsten, beim anschließenden Zurückfluten des Wassers aber auch die

niedrigsten Wasserstände auf. Die Niveauunterschiede können beim Graswarder über 2 m betragen. STEINFÜHRER (1955) nennt für die Schlei ein Absinken des Meeresspiegels von 80 cm innerhalb von 2 Tagen und nach 4 Tagen einen Anstieg von 90 cm. Der Unterschied zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wasserstand an der schwedischen Westküste wird von GILLNER (1960) mit 1,5 - 1,7 m angegeben, vom Bottnischen Meerbusen mit 2,74 m (SIIRA 1970).

3.22 Die Schwankungen des Grundwasserspiegels

Zur Messung der durchschnittlichen Tiefe des Grundwassers unter verschiedenen Pflanzenbeständen wurden Profile durch drei Strandwälle gelegt, wobei jeweils die Wallkuppe, ein Rotschwingelrasen, ein Boddenbinsenbestand und ein Andelrasen erfaßt wurden. Obwohl nur in Abständen von Tagen oder Wochen gemessen werden konnte, vermitteln die Daten einen guten Einblick in die Wasserbewegungen innerhalb eines Strandwalles. Die monatliche Entnahme von Proben im Untersuchungsgebiet nahm meist mehrere Tage in Anspruch. Während dieser Zeit wurden auch kurzfristige Schwankungen verfolgt.

In Abb. 4 ist die Lage der Brunnen in einem älteren Strandwall durch senkrechte nummerierte Striche (Zahlen 1-5) dargestellt. Der Punkt neben den Strichen gibt den aus allen Messungen errechneten mittleren Wasserstand wieder; von den Punkten sind die maximalen Schwankungen abgetragen worden. Aus der Darstellung ist zu entnehmen, daß sich der mittlere Wasserstand der Ostsee als mittlerer Grundwasserstand in den Strandwällen fortsetzt. Dies gilt auch für die beiden anderen Wälle, in denen Grundwassermessungen durchgeführt wurden, und darf für die gesamte Reihe der aufsteigenden Strandwälle angenommen werden.

Kurzfristige Schwankungen des Meeresspiegels, z.B. während eines Tages, setzen sich dagegen nicht im Grundwasserspiegel fort, sondern erscheinen mehr oder minder stark gedämpft (Tab. 3). Hierfür müssen vor allem die aufgelagerten Torf-

Tab. 3: Schwankungen des Grundwasserstandes (in cm) unter verschiedenen Pflanzengesellschaften bei gleichbleibendem mittleren Wasserstand (a) und fallendem mittleren Wasserstand (b)

		a			b				
Meßtage		30.8.	31.8.	1.9.	3.8.	4.8.	5.8.	6.8.	
tägl. Wasserstandsmax.		+9	+6	+10	+24	+21	+12	+9	
tägl. Wasserstandsmin.		-8	-9	-12	+4	-1	-8	-8	
Pflanzenbestand	Brunnen (Nr.)								Differenz
Weidelgrasweide	1	77	77	78	65	66	67	68	3
Rotschwingelrasen	2	59	59	60	45	47	48	50	5
Bodenbinsenweide	3	47	48	47	26	35	38	42	16
Bodenbinsenweide	4	44	44	43	25	29	32	35	10
Kriechrasen	5	18	16	15	10	9	8	11	1

schichten verantwortlich gemacht werden. In diesen mit Wasser vollgesogenen organischen Schichten kommt ein Wasseraustausch nur sehr langsam zustande, während die Kiesschichten kein Hindernis darstellen. Ähnliche Feststellungen konnte CHAPMAN (1940) in Salzmarschen New Englands machen, deren Boden vorwiegend aus kolloidreichem Schlick besteht. Langfristige Veränderungen des mittleren Wasserstandes wirken sich hier mit einigen Tagen Verzögerung auf den Grundwasserspiegel aus.

Mit wachsender Entfernung eines Brunnens vom Oberflächenwasser müssen die mittleren Meeresspiegelschwankungen zeitlich länger andauern, um sich überhaupt unter den Wällen des Graswarders auswirken zu können. Gleichzeitig kommt es zu einer Einengung der Amplitude (Tab. 3). Die Werte des Brunnens Nr. 5 (Andelrasen) lassen sich in die vergleichende Betrachtung nicht mit einbeziehen, weil die Andelflächen so nahe am offenen Wasser liegen, daß sich hier bereits alle kurzfristigen Wasserstandsschwankungen bemerkbar machen. Die mittleren Grundwasserstände während der Vegetationsperiode 1970 finden sich in Tab. 4.

Tab. 4: Grundwasserstände unter verschiedenen Salzrasengesellschaften während der Vegetationsperiode 1970 (Mittelwerte aus 20 Einzelmessungen)

Vegetation	Grundwasserstand (cm)
Weidelgras-Trittrasen	67
" "	68
Rotschwingelrasen	49
"	50
"	58
"	60
Boddenbinsenweide	34
"	35
"	37
"	38
Andelrasen	12
"	13
"	14

3.3 Untersuchungen über die Chloridkonzentration

3.31 Der Salzgehalt des Ostseewassers

Die Ostsee wird von GESSNER (1957) als Brackwassermeer charakterisiert. Die Verbrackung kommt durch Zufuhr von Süßwasser aus zahlreichen Flüssen zustande, für die WALTER (1968) eine jährliche Menge von 472 km^3 angibt. Durch die Verbindung der Ostsee mit der Nordsee einerseits und das Einmünden von Flüssen andererseits kommt es zu einem starken Gefälle des Salzgehaltes von Norden nach Süden und von Westen nach Osten. Für das Skagerrak werden Mittelwerte von 3 ‰ Salzgehalt angegeben, für das südliche Kattegatt 2 ‰ (TYLER 1969), für die Westküste Schwedens 2 - 2,2 ‰ (GILLNER 1952), für den Isefjord 1,9 ‰ (MIKKELSEN 1949), für Zentral-Seeland 1,2 ‰ (MIKKELSEN 1949). Werte für den südlichen Ostseeraum liegen von der Boddenküste zwischen Fischland und der Westküste Rügens mit 1 ‰, vom mecklenburgischen Boddengebiet mit 1,2 ‰, vom Greifswalder Bodden bis Usedom 0,8 ‰ (KLOSS 1969) und von Hiddensee mit 0,78 ‰ (GESSNER 1930) vor. In der Köge Bucht (südl. von Kopenhagen) weist das Wasser einen Salzgehalt von 0,8 ‰ auf (GRAVESEN u. VESTERGAARD 1969), um Gotland von 0,7 ‰ (ENGLUND 1942) und fällt im Bottnischen Meerbusen auf 0,2 - 0,4 ‰, in nördlichen Teilen sogar darunter (SIIRA 1970, HAVAS 1961, MÄKIRINTA 1970).

Um den Graswarder herum wurden im Untersuchungszeitraum 30 Wasserproben analysiert. Der durchschnittliche Salzgehalt betrug an der Außenkante des Graswarders 1,3 ‰ und der Schwankungsbereich 1 - 1,5 ‰. Bei starken Meeresspiegelschwankungen werden auch die Wassermassen in den Senken zwischen den Strandwällen ausgetauscht. Im Winterhalbjahr ist daher kein Unterschied zwischen Außen- und Innenkante des Warders zu bemerken. Noch im Mai betrug der Salzgehalt in der offenen See, in einer Lagune zwischen den älteren Strandwällen und an zwei Entnahmestellen in einem Wasserarm zwischen neueren Strandwällen übereinstimmend 1,3 ‰. Die erhöhten Niederschläge im Juli wirkten sich auf das Lagunenwasser (0,8 ‰) stärker aus als auf das offene Wasser (1 ‰). Nach längeren Trockenperioden stieg der

Salzgehalt in den Wasserarmen zwischen den Wällen auf 1,5 ‰. In der offenen See lag der Salzgehalt wieder bei 1,3 ‰.

Aus den nachfolgenden Untersuchungen geht hervor, daß die Schwankungen des Salzgehaltes im Meerwasser jedoch keine Auswirkungen auf die Verhältnisse im Bodenwasser der Strandwälle haben.

3.32 Chloridkonzentrationen im Bodenwasser eines Strandwalles

Um einen Überblick über die Salzkonzentrationen in den Bodenschichten zu erhalten, wurde ein Transekt von Bodenprofilen durch einen Strandwall gelegt, angefangen auf der Strandwallkuppe bis hin zur Abbruchkante am Wasser (Abb. 7a). Ein weiteres Transekt durchschnitt eine vegetativ verlandete Mulde zwischen zwei Strandwällen (Abb. 7b). Alle Proben wurden an ein und demselben Tag entnommen. Einige Analysen unter Salzrasen mit größerer Torfmächtigkeit wurden nach 6 Monaten wiederholt (gestrichelte Linie). Nur in den obersten Bodenschichten, bis zu einer Tiefe von ca. 35 cm, hatten sich die Chloridwerte verändert; in den Schichten darunter blieben sie konstant. Bei allen weiteren Untersuchungen wurden daher Proben nur noch bis zur Tiefe von 35 cm entnommen, zumal die Wurzeln nirgends in tiefere Schichten eindringen. Für die Verteilung der Pflanzenarten ist nur der Salzgehalt im Wurzelbereich von Interesse, wie es schon von ARRHENIUS (1920), GESSNER (1930) und MIKKELSEN (1949) betont wird. Der größte Teil der Wurzelbiomasse befindet sich in den obersten Zentimetern des Bodens. TYLER (1971a) fand in Salzrasen 80-90 % in den obersten 20 cm und nur 1 % in den tieferen Schichten unter 35 cm (TYLER 1971b).

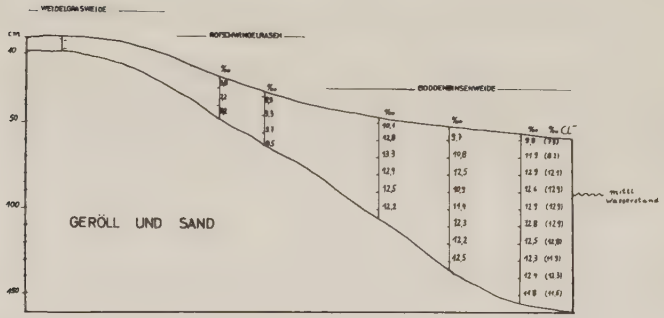

Abb. 7a: Chloridkonzentrationen im Bodenwasser eines eines Strandwalles. Transekt von Bodenprofilen durch einen Strandwall

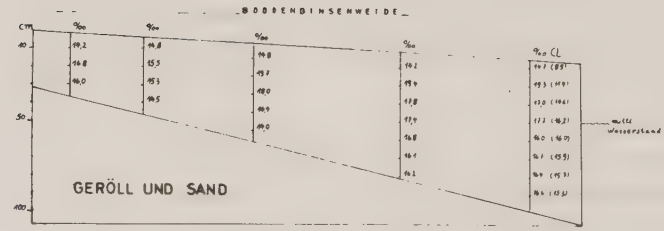

Abb. 7b: Chloridkonzentrationen im Bodenwasser eines Strandwalles. Transekt von Bodenprofilen durch eine vegetativ verlandete Mulde zwischen zwei Strandwällen. (Werte in Klammern: Wiederholungen der Analysen nach 6 Monaten)

3.33 Jahreszeitliche Schwankungen der Chloridkonzentration innerhalb eines Strandwalles

Da sowohl die Niederschläge als auch die Überflutungen den Salzgehalt beeinflussen (CHAPMAN 1939, DAHL u. HADAC 1941, ENGLUND 1942, ADRIANI 1945 u.a.) und diese Einflüsse nicht gesondert betrachtet werden können (STEINFÜHRER 1955), werden in den beiden folgenden Abbildungen die Niederschläge im oberen Teil und die Wasserstandsschwankungen im unteren Teil mit abgetragen (vgl. GILLNER 1960, ÖNAL 1966).

3.331 Jahreszeitliche Schwankungen im Bodenprofil

Wie ungleich der Chloridgehalt der Bodenlösung in verschiedener Tiefe schwankt, ist aus Abb. 8 zu entnehmen. Als Beispiel wurde Probefläche 2 im Jahre 1970 ausgewählt, d.h. ein Juncetum gerardii, wie es auf den meisten beweideten Strandwällen großflächig vorhanden ist, und dieses in einem hinsichtlich der Niederschläge durchschnittlichen Jahr.

Der Jahresgang des Chloridgehaltes ist in der obersten Schicht wesentlich ausgeprägter als in allen anderen Tiefen. Die Wirkung von Evaporation, Niederschlägen und Überflutungen ist in der Tiefe von 30-35 cm praktisch nicht mehr nachweisbar. Die Regenperiode im Juli 1970 hat sich nur auf den Oberboden ausgewirkt. Der Anstieg des Chloridgehaltes in der Schicht von 10-15 cm ist geringer und langsamer, aber zu einem ausgeprägten Abfall kommt es nicht. Die geringe Tiefenwirkung des Regens auf Salzböden wurde schon von SCHRATZ (1936) herausgestellt; er gab eine Wirkungstiefe bis 15 cm an. STEINFÜHRER (1955) stellte eine besonders aussüßende Wirkung des Regens in den obersten 4 cm fest. Das Maximum der Salzanreicherung wurde 1970 unter allen Pflanzengesellschaften Ende August gefunden. Dabei handelt es sich nicht um ein zufälliges Maximum in einer zeitlich festgelegten Probeentnahmeserie (vgl. hierzu Abschnitt 4.), sondern es dürfte schlechthin das Jahresmaximum sein. Dem Entnahmetermin ging der trockene Monat August mit nur 26,2 mm Niederschlag (Mittel von 1931-1960: 76 mm) voran, und ein Zeitraum von 10 Tagen, in dem

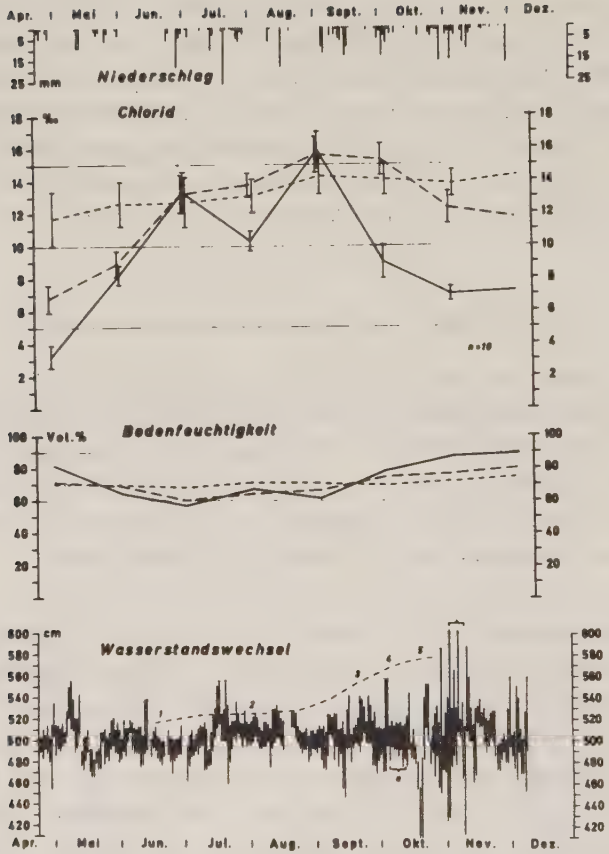

Abb. 8: Schwankungen des Chloridgehaltes der Bodenlösung im Bodenprofil eines *Juncetum gerardii* 1970

überhaupt keine Niederschläge gefallen waren. Das Gelände wurde nicht überflutet, und eine weitere Salzanreicherung nach dem Entnahmetermin konnte nicht mehr stattfinden, weil im September größere Niederschläge (64,1 mm) einsetzten. Schnell fielen die Chloridwerte in der obersten Schicht nach Erreichen des Maximums wieder ab. In der Schicht von 10-15 cm hatte sich die Regenperiode im September erst nach einem Monat ausgewirkt. Mit zunehmender Bodentiefe wurde die Wirkung von Niederschlägen nicht nur verringert, es trat auch eine zeitliche Verzögerung ein. Je tiefer die Bodenschichten waren, desto später wurden sie im Herbst und Winter wieder ausgesüßt. Die geringfügigen Änderungen der Mittelwerte von Monat zu Monat, die sich in 30-35 cm zeigten, ließen sich auf Grund der hohen Streuung der Einzelwerte statistisch nicht sichern.

Durch die gewählte Darstellungsform, bei der die Jahresgänge des Chloridgehaltes in verschiedenen Bodentiefen ineinander gezeichnet wurden, läßt sich übersehen, in welcher Tiefe die jeweils günstigsten Bedingungen während des Jahres für die Pflanzen herrschen. Während des Frühjahrs, also in der Hauptwachstumszeit der Pflanzen, bieten die oberflächlichen Schichten wesentlich bessere Bedingungen als die tieferen. Die aussüßende Wirkung der Niederschläge läßt die oberste Bodenschicht zum günstigsten Lebensraum werden. In den Frühsommermonaten unterscheiden sich die Chloridgehalte der verschiedenen Horizonte wenig oder gar nicht. Nach dem Hochsommermaximum tritt erneut ein Aussüßen des Oberbodens ein.

Der Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit läuft dem des Chloridgehaltes ungefähr parallel. In den tieferen Schichten sind keine Änderungen im Wassergehalt festzustellen. Werden die Schwankungen des Chloridgehaltes und des Wassergehaltes prozentual auf den Trockenboden berechnet, so sind Anstieg und Abfall in der Bodenfeuchtigkeit nicht so ausgeprägt wie beim Chlorid. Der sehr hohe Grundwasserspiegel sorgt für einen kontinuierlichen Wassernachschub. Bei den Erhöhungen des Chloridgehaltes in den Sommermonaten handelt es sich deshalb um eine echte Salzanreicherung durch Nachschub aus dem Grund-

wasser (vgl. GILLNER 1960) und nicht nur um eine Konzentrierung der in den Poren vorhandenen Wassermenge durch Evapotranspiration.

3.332 Die jahreszeitlichen Schwankungen bei verschiedener Lage zum Meeresspiegel

In einem Transekt (dasselbe wie in Abb. 7a), das sich von der Wallsohle bis zur Wallkuppe erstreckte, wurde ein Juncetum gerardii mit hohem Plantago maritima-Anteil, ein Juncetum gerardii, in dem Juncus gerardii dominierte, die untere und die obere Grenze des Rotschwingelrasens und die Strandwallkuppe erfaßt. Es wurden jeweils 5 Einzelproben aus dem Oberboden jeder Vegetationseinheit im horizontalen Abstand von ca. 5 m entnommen. Die Streuungen der 5 Einzelproben um den Mittelwert wurden, wie auch in den folgenden Abbildungen, als senkrechter Strich vom Mittelwert abgetragen.

Unter fast allen Gesellschaften schwankt der Chloridgehalt des Oberbodens in ähnlicher Weise (s. Abb. 9). Infolge der Aussüßung während des Winters und Frühjahrs sind die Werte zu Beginn der Untersuchungen (1970) stets besonders niedrig. Im Plantago maritima-reichen Boddenbinsenbestand war die Konzentration Ende April nur 5 ‰. Wie stark die Frühjahrswerte schwanken können, zeigen die Werte aus der Vegetationsperiode 1971 (s. Tab. 8). Ende März lag der Wert in diesem Pflanzenbestand bereits um 50 % höher, nämlich bei 7,5 ‰.

Fast alle Chloridgehalte in der Bodenlösung unter Salzrasen liegen während der Vegetationsperiode über dem Salzgehalt des sie umgebenden Ostseewassers. Bei Überflutungen werden die meisten Bestände deshalb nicht versalzt, sondern das Gegenteil tritt ein. Eine Ausnahme stellen lediglich die Trittrasen der Wallkuppen dar (Kurve 5, Abb. 9). Während des ganzen Sommers konnte hier kein Chlorid im Boden nachgewiesen werden. Aus der Lage des Profils zu den Pegelaufzeichnungen läßt sich entnehmen, daß die Wälle Ende Oktober / Anfang November vollständig von der Ostsee überflutet wurden. Diese Überflutungen führen

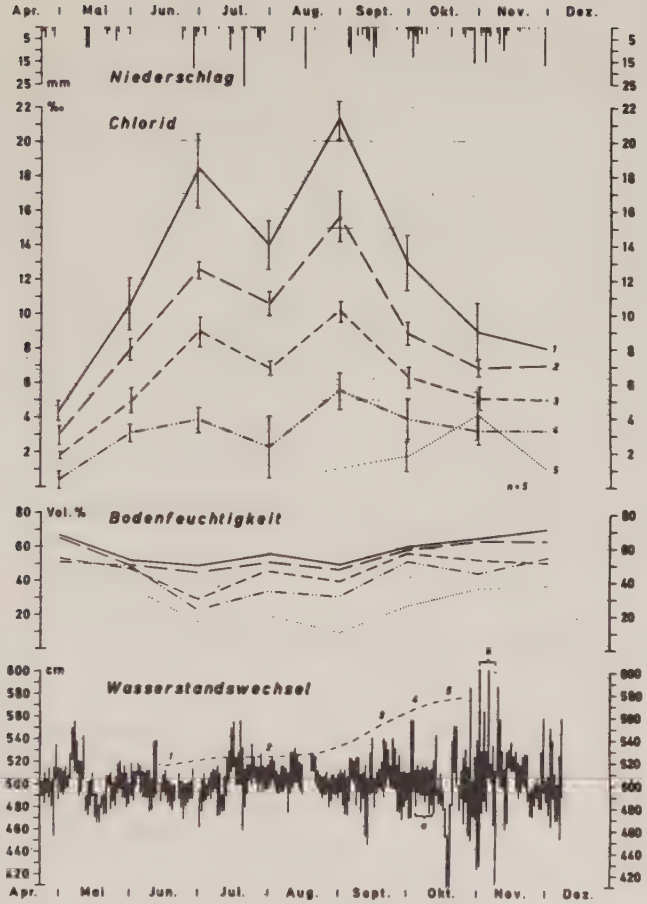

Abb. 9: Jahreszeitliche Schwankungen des Chloridgehaltes in der obersten Bodenschicht verschiedener Pflanzengesellschaften bei unterschiedlicher Lage zum Meeresspiegel. Die Zahlen 1-5 kennzeichnen die Lage der Probeflächen.

bei den Wallkuppen zu einer Versalzung, wie sie auch aus der Darstellung zu entnehmen ist. In ihrer Arbeit über die Salzwiesen der Schlei betont STEINFÜHRER (1955), daß sie kein Beispiel für eine versalzende Wirkung durch Überschwemmungswasser gefunden hat. Dabei ist allerdings zu beachten, daß es sich bei der Schlei auch um ± starke Süßwasserzuflüsse handelt.

Aus diesen Beobachtungen muß die Auswirkung von Überflutungen differenziert betrachtet werden. Der Anstieg der Chloridwerte während der Sommermonate wird nicht nur durch eine Konzentration gleichbleibender Salzmengen bei entsprechendem Wasserverbrauch hervorgerufen - es handelt sich vielmehr um eine echte Salzakkumulation. Wasser wird aus den nassen Torfschichten so gut nachgeleitet, daß mit dem prozentualen Anstieg der Chloridwerte kein entsprechender Abfall des Wassergehaltes einhergeht. Das Sinken des Chloridgehaltes im Juli ist in erster Linie ein Verdünnungseffekt. Erst im Herbst tritt eine echte Auswaschung ein.

3.34 Jahresgänge der Chloridkonzentration unter verschiedenen Pflanzengesellschaften

Von Ende April 1969 bis Ende August 1971 wurden nur unter den flächenmäßig am weitesten verbreiteten Pflanzengesellschaften auf beweideten Strandwällen des Graswarders Bodenproben entnommen. Aus mehreren Transekten, die über verschiedene Strandwälle verteilt waren, wurden die Proben unter gleichen Pflanzengesellschaften gemischt. Da diese Mischproben aber keinen Einblick in die Streuungsbreite der Chloridgehalte unter ein und derselben Pflanzengesellschaft gewährten, wurden 1970, dem Hauptuntersuchungsjahr, alle Proben einzeln analysiert. Diese sehr ausführlichen Untersuchungen wurden auch auf die wichtigsten Pflanzenbestände der unbeweideten Strandwälle ausgedehnt. Die dabei gewonnenen Resultate rechtfertigten für 1971 eine verminderte Analysenzahl, die sich wiederum auf die verbreiteten Pflanzengesellschaften des beweideten Teiles beschränkten. Aus Abb. 14 ist der Jahresgang des Chloridgehaltes

Tab. 5: Floristische Zusammensetzung von Probeflächen für die ökologischen Untersuchungen auf beweideten Strandwällen

Pflanzenbestand:	Puccinellietum mar.						Juncetum gerardii																						Lolium per.				
							Plantago mar.-r.					Juncus ger.-r.						Festuca rubra-r.					mit Leontoden										
Aufnahme Nr.:	1	6	7	8	9	10	11	16	17	19	20	21	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
Größe der Probefln. (m^2)	2	2	2	2	2	2	4	4	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	9	9	9	9	9
Artenzahl	6	6	7	6	9	8	8	8	8	10	9	9	8	9	8	8	8	10	11	12	8	8	17	17	14	15	17	12	12	12	12	12
Salicornia europaea	+	2	1	1	5	3																										
Spergularia salina		+	3		+	2																										
Puccinellia maritima	70	70	70	80	70	70	3	1	3	10	2	15	15	1	1	+	1															
Triglochin maritimum	1	+	+	3	5	1	1	2	+	1	+	1		+				+	+	+												
Glaux maritima	10		2	1	1	3	3	20	1	8	5	10	30	10	10	5	20	+	+	2			+	r		2	+					
Aster tripolium			r	+	+		1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+															
Plantago maritima	20	20	20	10	20	20	70	60	50	70	50	40	20	15	15	10	20	20	20	15	2	20	1	1	+	3	+	1	1	3		
Juncus gerardii					+	+	20	15	30	15	30	30	40	30	30	30	30	2	10	1	+	20	+	1		5	+					
Festuca rubra							10	1	15	10	10	1	7	40	40	50	30	60	60	60	70	50	60	60	50	50	20	30	30	40	30	15
Agrostis stolonifera										1	1	5	15	5	5	8	2	8	5	10	5	10	3	5	5	8	5					
Atriplex hastata										r									r	r	+		r	+			+				+	+
Potentilla anserina																		10	+	3	15	+	20	10	3	15	40					
Lolium perenne																		+	1	+	5	r	8	10	5	3	10	30	20	30	25	5
Agropyron repens																		+	1	+		+	7	7	5	5	5	5	5	5	2	2
Armeria maritima																				r	+		+	+	10	1	+	3	5	1	15	15
Leontodon autumnalis																							+	+	+	+	2	2	+	2	+	
Poa pratensis																							+	1	+	+	+	4	2	3	+	
Cerastium holosteoides																							+	+	3	+	+	1	+	r	+	1
Trifolium repens																							+	+	5	+	+	3	7	10	2	
Taraxacum officinale																							+	1	1	+	+	3	+	+		
Trifolium fragiferum																							+	+	+	1	+					
Achillea millefolium																					2		+	+	10		+	5	5	+	10	
Agrostis vulgaris																												10	20	10	10	5
Galium verum																															+	+
Cochlearia danica																																5
Festuca ovina																																5
Carex arenaria																																15
Sedum acre																																2

(Deckung in %, + = unter 1%, jedoch regelmäßig, r = (rar) vereinzelt)

in den drei Untersuchungsjahren zu entnehmen. Da gerade die Frühjahrswerte in jedem Jahr sehr stark variieren können, wurden von allen Probeflächen im März, April und Mai 1971 noch Analysen durchgeführt. Die Werte wurden in Tab. 10 zusammengestellt.

In den folgenden Abschnitten werden die Jahresgänge von 1970 unter verschiedenen Pflanzengesellschaften ausführlich besprochen. Die floristische Zusammensetzung der Probeflächen beweideter Strandwälle ergibt sich aus Tab. 5.

3.341 Chloridgehalte in Böden des beweideten Teiles

3.341.1 Der Jahresgang der Chloridkonzentration unter dem Andelrasen

Zur Ermittlung der Chloridkonzentrationen unter dem Puccinellietum wurden 10 Probeflächen ausgewählt. Da der Andelrasen auf dem Graswarder nirgends großflächig vorhanden ist, wurden die Auswanlflächen über den gesamten Bereich des beweideten Teiles verstreut. Andelrasen treten an Rändern der Lagunen oder Tümpel auf, die mit der offenen See verbunden sind. Auch an diesen Gräben oder Senken, die zur See hin offen waren, kommt es zur Dominanz des Andels. Die Bodenverhältnisse unter einer Andelgesellschaft können im Untersuchungsgebiet stark schwanken. In Senken ist meist Torfboden vorhanden, an den Außenrändern eines Wasserarmes kann bei Fluten aber leicht Sand auf die Torfschichten gespült werden. Auch auf Probeflächen, unter denen keine Torfe vorhanden sind, dehnt sich der Andel aus.

Da das Absorptionsvermögen torfiger Böden wesentlich größer ist als das sandiger, kommt es naturgemäß zu einer besonders großen Variationsbreite der Chloridwerte. Die weite Amplitude wirkt sich entsprechend auf die Streuung um den Mittelwert aus. Die Jahresgänge des Chloridgehaltes in den verschiedenen Bodentiefen unter einem Andelrasen zeigen ein Verhalten, das von denen unter den meisten anderen Pflanzengesellschaften abweicht. Wurde das Maximum der Salzanreicherung fast aller

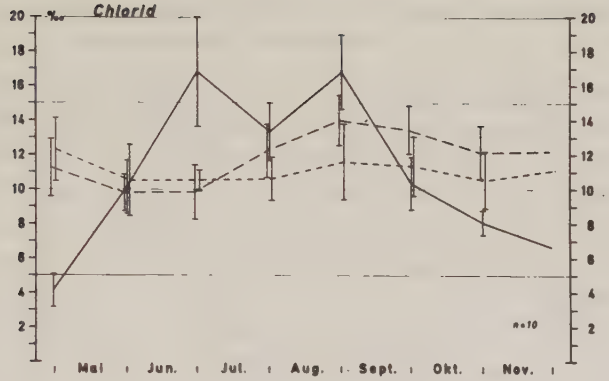

Abb. 10: Jahresgang des Chloridgehaltes unter dem Andelrasen

Gesellschaften Ende August gefunden, so weist diese Schicht im Andelrasen zwar auch die typische 2-gipfelige Kurve auf, aber beide Maxima erreichen die gleiche Höhe mit den Mittelwerten von 16,7 °/oo und 16,9 °/oo. Bemerkenswert ist die Abnahme der Streuung in der obersten Schicht während des Entnahmetermins Ende Oktober. Diese Erscheinung tritt ebenfalls in anderen Pflanzengesellschaften auf und kann damit erklärt werden, daß die zu dieser Zeit einsetzenden Überflutungen für einen großflächigen Ausgleich der Chloridkonzentrationen sorgen. Konnte vorher bei kleinsten Erhöhungen die Evaporation intensiver wirken, so werden die Schichten bei Überflutungen gleichmäßiger ausgewaschen.

Der Chloridgehalt der obersten Bodenschicht liegt nur während des Monats Mai und im Herbst unter dem der Tiefen von 10-15 cm und von 30-35 cm. Im Juni werden die niedrigsten Werte in 10-15 cm und bis September in 30-35 cm Tiefe gefunden. Die relativ ausgeglichenen Salzverhältnisse in der tiefsten Schicht entsprechen dem Verlauf, wie er auch unter anderen Salzrasen gefunden worden ist. Der Vergleich des höchsten mit

dem niedrigsten Wert und den dazu gehörigen Streuungen ergibt nach dem t-Test keinen signifikanten Unterschied.

Im Gegensatz zum Jahresgang des Chloridgehaltes in der untersten Schicht weicht der Verlauf der Kurve in der Tiefe von 10-15 cm von den Jahresgängen unter anderen Pflanzengesellschaften erheblich ab. Beim Vergleich der Abbildungen 8 und 10 fällt auf, daß im Puccinellietum während der Monate Mai und Juni kein Anstieg der Chloridkonzentration zu beobachten ist. Im Juncetum gerardii (Abb. 7) wurde der Anstieg der Werte in der genannten Bodenschicht vermindert. Im Andelrasen kommt es hingegen zu einer ausgeprägten Erhöhung der Werte, die bis Ende August anhält und dann, mit zeitlicher Verzögerung zur obersten Bodenschicht, abfällt. Die Unterschiede dieser Jahresgänge können mit dem sehr hohen Wasserstand unter dem Andelrasen erklärt werden. Der Grundwasserstand unter dem Andelrasen lag während der Vegetationsperiode häufig bei 10-15 cm. Da sich die Andelbestände in der Nähe des offenen Wassers befinden, kann ein Austausch zwischen offenem Meerwasser und Grundwasser leichter erfolgen als im weiter entfernten Juncetum gerardii. Die hohe Wassersättigung und ein eventueller Wasseraustausch könnten einen Anstieg der Chloridkonzentration dieser Bodenschicht in den ersten Monaten verhindert haben.

Für den Anstieg im Juli, trotz Regen und Überflutung, kann nur ein Einwaschen des Salzes aus der obersten Bodenschicht verantwortlich gemacht werden. Daß ein Einwaschen von Salzen in tiefere Bodenschichten bei Überflutung und Regen stattfindet und in verschiedenen Gesellschaften unterschiedliche Auswirkungen zeigt, konnte schon von POMPE (1940) und STEINFÜHRER (1955) mit Beispielen belegt werden. Werden die unterschiedlichen Bodenverhältnisse (sandige Lagen!) berücksichtigt, dürften diese Auswirkungen zutreffen.

Für das Puccinellietum maritimae im Untersuchungsgebiet kann nicht behauptet werden, daß die oberste Bodenschicht die günstigsten Lebensbedingungen bietet.

Da der Andel sein physiologisches Optimum im salzigen Bereich von ca. 5-7 °/oo besitzt (ZIMMEK 1972), wirken sich die hohen Werte der obersten Schicht nicht gerade fördernd aus.

Im Gelände konnte deshalb beobachtet werden, daß sich an Puccinellia-Pflanzen schon während des Herbstes, besonders aber im Frühjahr, zahlreiche neue Wurzeln ausbildeten. Die neuen Wurzeln sind leicht von den älteren zu unterscheiden, weil sie nahezu weiß sind. Diese Wurzeln wuchsen im Laufe des Jahres in die tieferen Schichten mit den niedrigeren Chloridkonzentrationen. Durch die aktive Wurzelhorizontverschiebung waren die Bodenschichten bis zu einer Tiefe von ca.35 cm so stark verfilzt, daß man von Wurzeltorfen sprechen kann (vgl. SCHEER 1949). Entsprechend diesen Beobachtungen lassen sich auch die unterschiedlichen Wurzeltiefen erklären. MORSS (1927) gibt den Andel als tiefwurzelnd an, TANSLEY (1953) als flachwurzelnd, bei guten Bedingungen aber bis 60 cm hinabreichend, STEINFÜHRER (1955) gibt einen Wert von 16 cm an. Die erwähnte aktive Wurzelhorizontverschiebung konnte STEINFÜHRER (1955) auch beim Queller und bei den Pflanzen der Boddenbinsenweide beobachten.

Die maximalen Chloridkonzentrationen sieht CHAPMAN (1939) desnalb auch nicht als einen der Primärfaktoren für die Zonierung der Pflanzen an. Wichtiger erscheint ihm die durchschnittliche Salzkonzentration während des ganzen Jahres. Verfeinert man die Betrachtungsweise und berücksichtigt nur die jeweils günstigsten Horizonte, so lassen sich zu jedem Zeitpunkt während der Vegetationsperiode die optimumnächsten Verhältnisse ablesen. Dieser "Optimalbereich" wird in den Darstellungen durch die Linie begrenzt, die zu jedem Zeitpunkt den niedrigsten Chloridwert angibt. Unter dem Puccinellietum wird die Grenzlinie im Mai vom Kurvenverlauf des obersten Horizontes dargestellt, im Juni und einigen Tagen des Julis von der weit gestrichelten Linie des 2. Horizontes (10-15 cm) und von da ab bis Ende September vom 3. Horizont (30-35 cm) der kurz gestrichelten Linie. Im Herbst mündet diese "Grenzlinie" in die Kurve der obersten Bodenschicht ein. Die Linie, die den optimumnächsten Bereich abgrenzt, schneidet die unwirksamen Maxima jeden Horizontes ab, gibt aber den Höchstwert an, dem die Pflanzen dieser Gesellschaft - auch nicht durch Wurzelhorizontverschiebung - entweichen können. Im Andelrasen lag

dieses wirksame Maximum bei ca. 11 °/oo Chloridgenalt. Dieser Wert reiht sich gut in Angaben von SCHRATZ (1936) mit 1,6 bis 2 %, MIKKELSEN (1949a) mit 21 °/oo und DAHL u. HADAC (1941) mit 23,1 °/oo, wenn berücksichtigt wird, daß sich die genannten Angaben auf Gesamtsalz und nicht nur auf Chloridanteil beziehen. MIKKELSEN (1949a) kommt deshalb zu der Annahme, daß die Salzkonzentration im gleichen Typ der Salzmarsch sehr uniform ist, gleichgültig, ob das Seewasser 30°/oo oder nur 14 °/oo Salz enthält.

3.341.2 Der Jahresgang des Chloridgehaltes unter verschiedenen Varianten der Boddenbinsenweide

Von der sich dem Andelrasen anschließenden Boddenbinsenweide wurden die in Tab. 5 zusammengestellten Probeflächen untersucht. Unter den Plantago maritima-reichen Beständen wurden die höchsten Chloridkonzentrationen nicht nur dieser Pflanzengesellschaft, sondern aller Salzrasen im Untersuchungsgebiet gefunden (vgl. TYLER 1971a). Die Erscheinung, daß nicht die dem Meeresspiegel am nächsten liegenden Standorte die salzreichsten sind, wurde schon von GESSNER (1930) beobachtet.

Die höheren Werte im niedrigsten Bereich der Boddenbinsenweide sind nicht nur an der Oberfläche vorhanden, sondern setzen sich durch alle untersuchten Horizonte bis in die Tiefe fort. Die Werte liegen um rund 5 °/oo (ca. 30 %) höher als unter dem Andelrasen.

Die Maximalwerte im August überschreiten die Salzgehalte des offenen Meeres (es muß beachtet werden, daß in den Abb. nur der Chloridgehalt angegeben worden ist) und liegen fast dreimal so hoch wie die Konzentration des den Warder umgebenden Ostseewassers.

Diese Maximalwerte wirken aber nicht auf den Pflanzenbestand, denn schon in einer Tiefe von 10-15 cm liegt der höchste Wert bei 19 ‰ und verringert sich bei 30-35 cm sogar auf 17 ‰. Wird wiederum der günstigste Horizont mit den niedrigsten Chloridkonzentrationen betrachtet, so sind bis Mitte Juni in den

obersten 5 cm die besten Bedingungen, ebenfalls während der Regenperiode im Juli und ab September mit beginnender Aussüßung durch die herbstlichen Niederschläge.

Im Gegensatz zum Puccinellietum ist nicht mehr die oberste Bodenschicht für den längsten Zeitraum der Vegetationsperiode (4 Monate) der ungünstigste Horizont, sondern die tiefer liegenden Schichten. Nur noch im Juni und August wurden in der Plantago maritima-reichen Ausbildung der Boddenbinsenweide im Oberboden höhere Werte als in den darunter liegenden Schichten gefunden (vgl. Abb. 11). Hinzu kommt, daß die Differenz zwischen den ermittelten Maximalwerten in diesen verbleibenden zwei Monaten und den Werten der tieferen Horizonte nicht so groß ist wie bei den Standorten des Andels. So lagen die Juniwerte zwischen der obersten Schicht und der folgenden von 10-15 cm beim Andel um ca. 6 °/oo auseinander, bei dieser Variante der Boddenbinsenweide aber nur um ca. 2 °/oo. Da diese Differenz nur kurzfristig gegeben ist, und den Pflanzen unter Umständen auch Süßwasser durch Nebelnässen und Tau (STEUBING 1949) zur Verfügung stand, ist die besonders starke Durchwurzelung der obersten 5 cm verständlich. Eine so gleichmäßige Durchwurzelung auch tieferer Schichten, wie im Puccinellietum, konnte nicht beobachtet werden. Angaben über Wurzeltiefen von Juncus gerardii gehen, wie beim Andel, weit auseinander. STEINER (1934) gibt Tiefen von 90-100 cm an, IVERSEN (1936) solche bis 80 cm. FUKAREK (1961) bezeichnet die Arten dieser Salzwiese als flachwurzelnd, weist aber auf das wesentlich tiefer reichende Wurzelsystem von Triglochin maritimum hin, die im Juncetum häufig auftritt. Der Autor fand für diese Pflanze Tiefen bis 50 cm, die auch für das Untersuchungsgebiet bestätigt werden können. Genauere Untersuchungen über die Wurzelmasse eines Juncetum gerardii liegen vor von TYLER (1971b). Bei einer Anzahl von 30 Untersuchungsflächen wurden 69 % der Wurzelmasse von 0-10 cm, 22 % von 10-20 cm, 7 % von 20-30 cm und 2 % von 30-40 cm gefunden.

Die sehr hohen Chloridgehalte zeigen, daß Juncus gerardii und die vergesellschafteten Pflanzen diese hohen Konzentrationen ertragen können. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den

Untersuchungen IVERSENs (1952/53), der Salzgehalte (nicht Chloridanteile!) gemessen hat. In den Marschen Skallingens fand er im Grundwasser unter Juncus gerardii nur 14 °/oo Salzgehalt, unter einem Rotschwingelrasen der Außenmarsch aber 20 °/oo. Bei der Schlußfolgerung, daß Juncus gerardii nicht so hohe Salzkonzentrationen toleriert, ist nicht genügend berücksichtigt worden, daß die äußere Marsch Skallingens " eine der wenigen naturbelassenen Halophytenstandorte der ganzen Nordseeküste ist" (REPP 1958) und keine Beweidung stattgefunden hat. Aufgrund der unterschiedlichen Nutzungs - weisen der Außen- und Innenmarsch konnte sich auf der salzigeren Außenmarsch auch kein Juncetum gerardii ausbilden. Aus den niedrigen Werten Skallingens oder von der Caspe-Halbinsel mit 17-22 °/oo (LIETH 1964) geht aber die weite Salzamplitude hervor, in der das Juncetum gerardii gedeihen kann. KÖTTER (1952) gibt als Voraussetzung für das Auftreten der Boddenbinsenweide nur noch einen geringen Salzgehalt an, und HÄMET-AHTI (1966) findet bei Juncus gerardii eine Adaptation an süße Standorte. Voraussetzung für das Auftreten der Gesellschaft ist aber immer Beweidung oder Vertritt.

Auch im Untersuchungsgebiet konnte diese weite Amplitude für diese Salzwiese nachgewiesen werden. In Abb. 12 sind die Chloridkonzentrationen unter der am weitesten verbreiteten Ausbildung des Boddenbinsenrasens wiedergegeben. Die Werte aller drei Horizonte liegen weit unter der zuvor beschriebenen Variante. Die vom Puccinellietum maritimae zur Plantago maritima-reichen Variante des Juncetum gerardii beobachtete Tendenz, derzufolge sich die besseren Bedingungen in Bezug auf den Chloridgehalt weiter in die oberen Schichten verlagern, hält an. Die oberste Bodenschicht stellt, mit Ausnahme weniger Tage im August, die günstigsten Lebensbedingungen dar. Zur Zeit des ersten Maximums im Juni liegen die Werte aller drei Schichten, bei Berücksichtigung der Streuung, auf gleicher Höhe. Bei der Betrachtungsweise, wie sie auch für die vorangegangenen Darstellungen angewendet wurde, zeigt der Jahresgang des Chloridgehaltes in der obersten Schicht (0-5 cm) zugleich den optimumnächsten Bereich an. Die höchsten Chlorid-

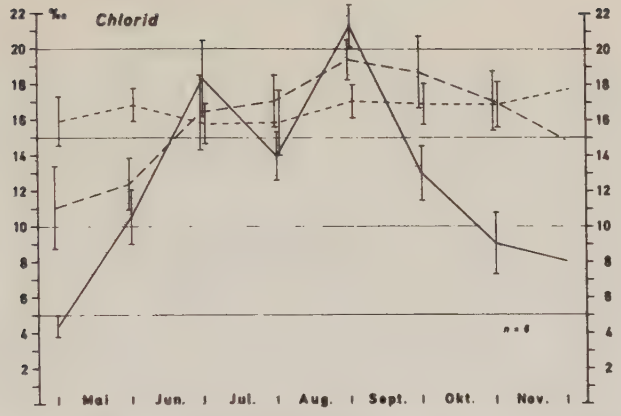

Abb. 11: Juncetum gerardii, - Plantago maritima-reich

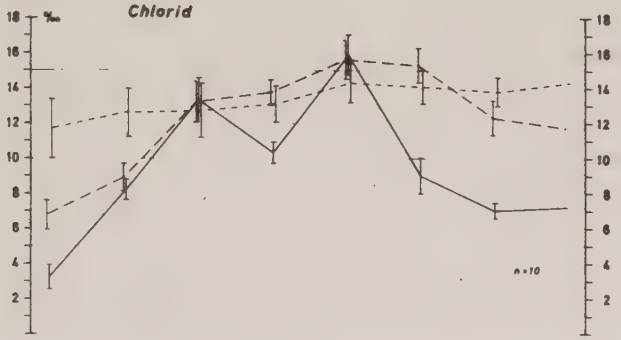

Abb. 12: Juncetum gerardii, - Juncus gerardii-reich

Abb. 13: Juncetum ger., - Juncus ger.-und Festuca rubra-reich

Abb. 11-13: Jahresgänge des Chloridgehaltes im Bodenprofil unter verschiedenen Varianten der Boddenbinsenweide

werte, denen diese Ausbildung der Boddenbinsenweide ausgesetzt ist, liegen bei ca. 14 °/oo, und das nur für wenige Tage.

Die Chloridgehalte unter dem Juncetum gerardii der jüngeren Strandwälle, auf denen der Rotschwingel häufiger wird, sind noch niedriger als in der im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen Variante (Abb. 13). Der Maximalwert beträgt nur noch ca. 11 °/oo im Vergleich zu 16 °/oo der Juncus gerardii-reichen Variante und 21 °/oo der Plantago maritima-reichen Ausbildung. Der wirksame Maximalwert ist auf 9 °/oo gefallen. Dieser Wert ist halb so hoch wie in der salzreichsten Ausbildung und nähert sich damit den Angaben IVERSENs (1952/53).

Da auch die Bestände, in denen der Rotschwingel dominiert, zum Juncetum gerardii gerechnet werden, erweitert sich die gesamte Amplitude der Chloridgehalte unter dieser Pflanzengesellschaft (ohne die vermutlich nicht wirksamen Maxima der obersten Bodenschicht) auf 5-20 °/oo. In Abb. 14 und 15 wurden die Chloridverhältnisse unter Rotschwingelrasen mit und ohne Leontodon autumnale wiedergegeben. Da die Torfmächtigkeiten an der oberen Grenze des Juncetum gerardii nur noch 20-25 cm betragen, entstammen auch die Proben des dritten Horizontes in Abb. 14 aus dieser Tiefe. Der Jahresgang des Chlorides ist deshalb nicht so ausgeglichen wie in einer Schicht von 30-35 cm.

Die niedrigsten Werte wurden während des ganzen Jahres in der obersten Bodenschicht gefunden. Auffällig ist das Verhalten der Schichten von 10-15 cm und 20-25 cm bei der Probennahme im September. Der Anstieg der Chloridkonzentrationen läßt sich nur mit der versalzenden Wirkung der einsetzenden Überflutungen erklären. Ein Einwaschen des Salzes aus der obersten Bodenschicht dürfte nicht in Betracht kommen, weil der Maximalwert dieser Schicht im vorangegangenen August unter den Analysenwerten der beiden tieferen Schichten liegt. Gegen eine Versalzung durch Überflutung sprechen hingegen die wesentlich geringeren Chloridwerte zur gleichen Zeit in den obersten 5 Zentimetern. Eine Erklärung für dieses unterschiedliche Verhalten der einzelnen Bodenhorizonte dürfte in der erhöhten Niederschlagstätigkeit zu finden sein. Während sich die versalzende Wirkung noch in den tieferen Bodenschichten auswirkte,

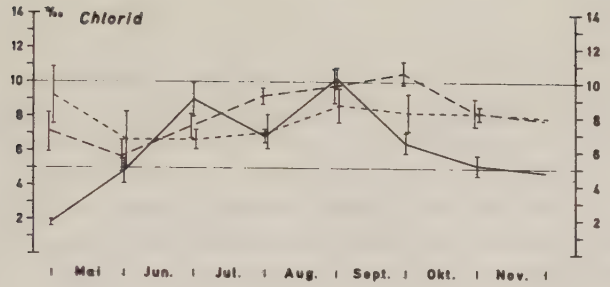

Abb. 14: Juncetum gerardii, - Festuca rubra-reich

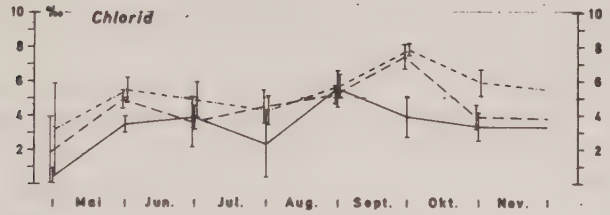

Abb. 15: Juncetum gerardii, - mit Leontodon autumnale

Abb. 14 u. 15: Jahresgänge des Chloridgehaltes im Bodenprofil unter verschiedenen Varianten der Boddenbinsenweide.

waren die obersten Zentimeter durch Niederschläge bereits ausgesüßt.

3.341.3 Chloridgehalte in Böden unter der Trittrasengesellschaft von Strandwallkuppen

Auf den Wallkuppen wurden ebenfalls regelmäßig Bodenproben entnommen. Da die Torfschicht nur noch 15 cm betrug, bestanden die Proben aus 20-25 cm Sand. Im Untersuchungszeitraum von April bis Ende August 1970, also auch im Hochsommer, als unter allen anderen Pflanzengesellschaften die höchsten Chloridanreicherungen gefunden wurden, konnte kein Chlorid unter der Weidelgrasweide nachgewiesen werden. Erst nachdem die Flächen überflutet worden waren, trat eine geringe Versalzung ein. Verbunden mit Überflutungen waren aber auch erhöhte Niederschläge. Die analysierten Werte sind deshalb recht zufällig und unterliegen großen Schwankungen (Streuungen um den Mittelwert bis 50 %!). Aus Tab. 6 ist zu entnehmen, daß die Werte sehr niedrig (unter 5 °/oo) liegen.

Tab. 6: Chloridgehalte unter der Trittrasengesellschaft von Strandwallkuppen (n = 10)

Bodentiefe (cm)	Chloridgehalte (°/oo)						
	April - August	Sept.			Okt.		Nov.
		$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$
0 - 5	-	1,8	0,8	47	4,3	1,4	33	1,1
10 -15	-	3,0	1,2	40	2,9	0,8	32	2,6
20 -25	-	1,8	0,9	50	2,5	1,0	40	2,7

Da Ende November nur Mischproben entnommen wurden, konnten keine Streuungen angegeben werden.

Höhere Strandwallkuppen der jüngsten Wälle wurden von den Fluten nicht überspült. Auch in den Herbstmonaten konnten dort keine Chloridgehalte nachgewiesen werden.

3.342 Der Chloridgehalt unter Pflanzengesellschaften des unbeweideten Teiles

Auf den unbeweideten Strandwällen des Graswarders ist die Vegetation in der Lage, sich ihren Standort selbst zu verbessern. Da die Bestände wesentlich höher aufwachsen, wird der Boden an keiner Stelle mehr sichtbar und damit einer erhöhten Evaporation entgegengewirkt. Aber nicht nur die höherwüchsigen Bestände üben einen Einfluß aus, sondern auch die sich ausbildenden Streuschichten. Die kleinklimatischen Bedingungen werden weniger extrem (STEINFÜHRER 1955, SIIRA 1970), und die verminderte Evaporation führt zu niedrigeren Salzgehalten (STEINER 1934, ÖNAL 1966).

Probeflächen der unbeweideten Seite, die in ihrer Höhenlage zum Wasserstand mit denen der beweideten Seite vergleichbar sind, weisen durchgehend geringere Chloridwerte auf.

Der allgemeine Kurvenverlauf, wie er von den Flächen der beweideten Strandwälle her bekannt ist, ändert sich grundsätzlich nicht. Die größten Schwankungen des Chloridgehaltes treten auch hier in der obersten Bodenschicht auf, und die ausgeglichensten Verhältnisse werden in den tiefen Schichten gefunden. Höchstwerten von über 20 °/oo Chlorid in der Plantago maritima-reichen Ausbildung des Juncetum gerardii auf der beweideten Seite stehen Werte von 15 °/oo Chlorid in einer Plantago-reichen Ausbildung des Rotschwingelrasens gegenüber. Die floristische Zusammensetzung der Probeflächen unbeweideter Strandwälle ist aus Tab. 7 zu ersehen.

3.342.1 Der Jahresgang des Chloridgehaltes unter den Röhrichten

An den Kanten der Lagunen und Tümpel haben sich Röhrichtbestände ausgebildet, die auf der beweideten Seite vom Andel abgelöst werden. Bei der Untersuchung der Chloridgehalte wurde besonderer Wert auf die Schilfbestände gelegt, weil sie in Ausdehnung begriffen sind und im Wuchs die höchste Art darstellen. Wie stark die hochwüchsigen Bestände die Verdunstung hemmen, wurde von STEINFÜHRER (1955) untersucht. Die Autorin

Tab. 7: Floristische Zusammensetzung von Probeflächen für die ökologischen Untersuchungen nicht beweideter Strandwälle

Pflanzenbestand	Phragmites com.					Juncus mar.					Festuca rubra mit Artemisia					Festuca rubra ohne Artemisia					Agropyron repens ohne Lepidium					Agropyron repens mit Lepidium				
Aufnahme Nr.	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	66	67	68	69	71	76	77	78	79	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Größe der Probefln.(m^2)	9	9	9	9	9	4	6	3	2	4	6	6	8	8	8	6	4	8	6	6	4	4	6	6	4	6	6	6	6	6
Artenzahl	2	2	4	6	8	13	13	13	13	13	10	11	10	10	10	8	8	10	10	9	12	12	12	10	13	9	10	12	16	17
Phragmites communis	90	90	90	90	90																									
Juncus maritimus						10	20	15	30	30																				
Puccinellia maritima			r	+	r	+	+	+	1	+																				
Triglochin maritimum					r	2	3	1	+	2	2	10	3	2	10	20	10	10	15	3										
Limonium vulgare						+	+	+	+	3		+		2	+		+	+	3											
Spergularia marginata											r	+	+			+			r											
Juncus gerardii				+	r	30	15	5	+	+	20	15	30	5	10	30	40	20	30	30	r	+	+	r	r					
Glaux maritima						1	+	r	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	r	+	r	+	+	+	r					
Aster tripolium	r	+			r	+	+	+	1	+	+	1	1	+	+	10	10	+	8	2	r	+	+		r					
Festuca rubra						20	20	10	10	10	5	3	10	15	10	10	20	30	30	10	5	15	10	10	20	10	5	20	10	5
Agrostis stolonifera			r	+	+	3	5	2	3	2	+	3	2	5	1	3	2	3	5	5	1	+	2	1	1	1	+	2	1	1
Plantago maritima				r	r	5	2	+	2	+	10	10	5	2	10	30	20	30	30	30	+	r	+		+	2	r	+	+	
Artemisia maritima						30	40	70	50	50	70	60	50	70	60				+	+	50	3	10	3	15	3	r	10	3	10
Atriplex hastata			r	r	r	+	+	+	3	1	r	+	1	+				+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Cochlearia anglica					r	1	+	2	1	2					+			+		+		+	+	+			+	+		r
Agropyron repens																					30	80	70	80	60	70	20	30	20	40
Potentilla anserina																					30	1	10	+	2	5	40	20	10	1
Lepidium latifolium																					3	+		+	3	10	30	20	30	30
Achillea millefolium																							+		+	r	+	+	20	10
Armeria maritima																					+				+			+	+	+
Cerastium holosteoides																												r	+	+
Polygonum aviculare																													+	r
Galium verum																													+	2
Poa annua																													r	+
Tripleurospermum maritimum																													+	+
Rumex crispus																													+	+
																														+

(Deckmag in %, + = unter 1%, jedoch regelmäßig, r =(rar) vereinzelt)

fand im Mai bei einem 50 cm hohen Schilfbestand eine Verdunstungshemmung von 20 % im Vergleich zu einer vegetationslosen Fläche. Im Juli hatte der Bestand eine Höhe von 80 cm erreicht, und die Hemmung der Verdunstung betrug 83 %. Durch die hohe Produktion an Biomasse kommt es auch zu einer entsprechend hohen Streuablagerung. Der Jahresgang des Chloridgehaltes in Bodenschichten unter Schilfbeständen war entsprechend ausgeglichen und sehr niedrig (s. Abb. 16).

Der Maximalwert mit 11,5 °/oo wurde, wie in den anderen Salzrasengesellschaften, Ende August in der obersten Bodenschicht gefunden. Zur gleichen Zeit betrug der Vergleichswert im Andelrasen der beweideten Seite 16,5 °/oo. Auch WESTHOFF (1969) fand in unbeweideten Salzrasen Werte, die weit unter denen beweideter Standorte lagen. Die vom Verfasser angegebenen Differenzen entsprechen der Größenordnung, wie sie in den eigenen Untersuchungen gefunden worden ist. In 30-35 cm Tiefe, wo zahlreiche Rhizome vorhanden waren, schwankte der Chloridgehalt nur zwischen 9 °/oo und 10,5 °/oo (in statistisch nicht zu sichernden Grenzen).

Außer im Juni und August wurden die niedrigsten Chloridkonzentrationen in der obersten Bodenschicht gefunden. Ob dieser Horizont vom Schilf auch ausgenutzt werden kann, scheint fraglich, denn Wurzeln waren in den obersten Zentimetern kaum vorhanden.

Waren die Differenzen in der obersten Bodenschicht zwischen dem Andelrasen und den Röhrichtbeständen beträchtlich, so ergibt der Vergleich der beiden tieferen Schichten kaum Differenzen. Der Salzgehalt unter dem Andelrasen dürfte damit keine Behinderung für die Besiedelung durch Phragmites communis darstellen.

Schilfbestände bilden nicht an allen Boddenrändern den Übergang zum Wasser. Bolboschoenus maritimus oder Juncus maritimus können Phragmites an solchen Stellen ersetzen. Häufig konnte sich Juncus maritimus ausbreiten und sogar in den Rotschwingelrasen einwandern. Die Jahresgänge unter 5 Probeflächen mit der Meerbinse wurden untersucht und in Abb. 17 dargestellt. Ein deutliches Maximum der Salzanreicherung Ende August ist

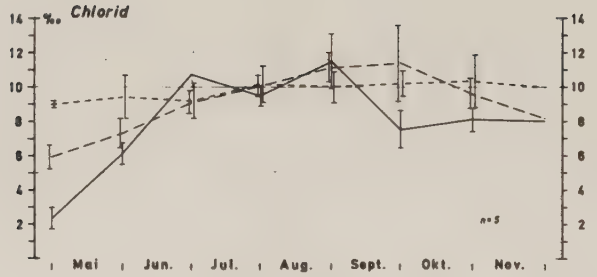

Abb. 16: Jahresgang des Chloridgehaltes im Bodenprofil unter Schilfbeständen (Phragmites communis)

Abb. 17: Jahresgang des Chloridgehaltes im Bodenprofil unter einem Festuca rubra-Rasen mit Juncus maritimus.

ebenso wenig vorhanden wie im Puccinellietum. Die beiden Höchstwerte Ende Juni mit 10,8 °/oo (Streuung 0,76 °/oo) und Ende August mit dem Mittelwert 10,9 °/oo (Streuung 1,1 °/oo) weisen keine statistisch zu sichernde Differenz auf. Die Schwankungen des Chloridgehaltes in der Tiefe von 30-35 cm sind wie unter allen anderen Salzpflanzengesellschaften sehr gering.

Die Variationsbreite der Mittelwerte von 8,8 °/oo bis 10,1 °/oo während des ganzen Jahres ist kleiner als die Abweichungen der monatlichen Einzelwerte voneinander. Während der Sommermonate sind die Chloridkonzentrationen, ähnlich wie im Puccinellietum, in den tieferen Bodenschichten günstiger. Da die Juncus maritimus-Bestände, ebenso wie die Schilfbestände, tiefer wurzeln, können sie während der gesamten Vegetationsperiode Bodenschichten ausnutzen, die einen Chloridgehalt von unter 10 °/oo aufweisen.

Ein Vergleich mit den Schilfbeständen (Abb. 18) zeigt, daß die Chloridverhältnisse unter den Juncus-Röhrichten etwas günstiger sind. Die größten Differenzen der drei untersuchten Horizonte betragen im Oberboden ca. 0,6 °/oo, in der Schicht von 10-15 cm ca. 1 °/oo und in der tiefsten Schicht von 30-35 cm ca. 0,8 °/oo. Diesen sehr geringen Unterschieden der Mittelwerte stehen Variationsbreiten der einzelnen Probeflächen beider Pflanzenbestände gegenüber, deren Differenzen ein Mehrfaches der oben angegebenen Werte betragen. Bei diesen Voraussetzungen sind die Chloridverhältnisse unter beiden Pflanzengesellschaften als gleich anzusehen.

3.342.2 Jahresgänge des Chloridgehaltes unter verschiedenen Varianten des Rotschwingelrasens

Der größte Teil des Bereiches, der auf der beweideten Seite von einem Juncetum gerardii eingenommen wird, ist auf der unbeweideten Seite von einem Rotschwingelrasen ersetzt worden, in dem hier und dort Artemisia maritima oder Limonium vulgare vorherrschen (s. Kap. 2.22). In Abb. 19 wurde der Jahresgang

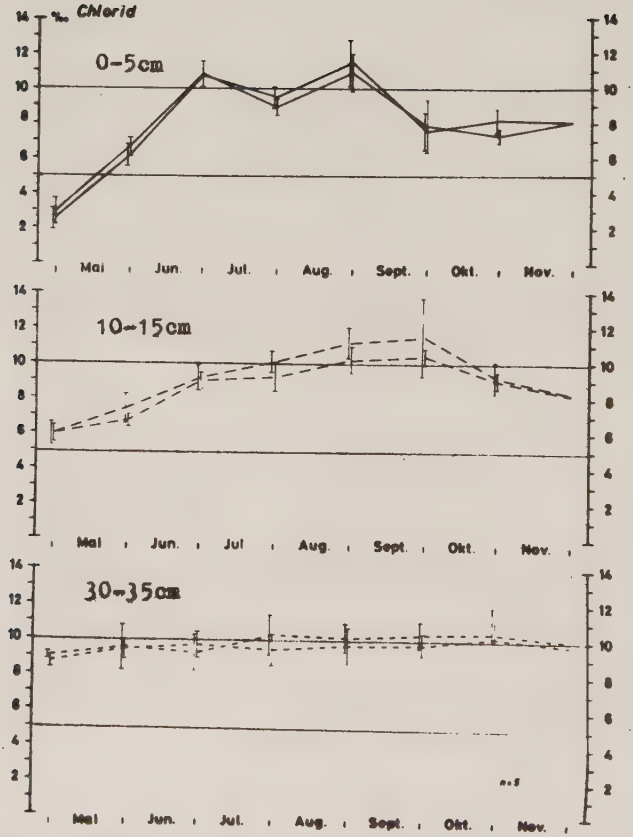

Abb. 18: Vergleich der Jahresgänge des Chloridgehaltes in Bodenschichten unter den Phragmites-Beständen und unter dem Festuca-Rasen mit Juncus maritimus

des Chloridgehaltes unter Probeflächen mit Artemisia maritima dargestellt, Abb. 20 zeigt die Verhältnisse unter einem Rotschwingelrasen ohne Strandbeifuß. In beiden Flächen ist der Oberboden bis Ende Mai noch am stärksten ausgesüßt. Im Juni ist die Salzanreicherung so groß, daß die tieferen Schichten niedrigere Chloridkonzentrationen aufweisen. Insgesamt sind die Differenzen der Mittelwerte aus allen drei Bodentiefen während der Sommermonate in beiden Pflanzenbeständen aber so gering, daß sie sich statistisch nicht sichern lassen. Die oberflächennahen Bodenschichten stellen damit auch für die Pflanzen der unbeweideten Salzrasen die günstigsten Lebensbedingungen in Bezug auf die Chloridverhältnisse dar. Werden die beiden Bestände miteinander verglichen (Abb. 21), so lassen sich Unterschiede im Oberboden nur Ende Mai sichern. In der Tiefe von 10-15 cm und 30-35 cm sind die Chloridgehalte in den Probeflächen ohne Artemisia maritima zwar etwas höher, sicherbare Differenzen treten aber nur in wenigen Monaten auf.

Wird von beiden Probeflächen wieder der optimumnächste Bereich abgegrenzt, ergeben sich Maximalwerte unter Artemisia von 10,2 °/oo bzw. 11,6 °/oo unter Flächen ohne Artemisia. Werden Maximalwerte aus Einzelflächen zur Interpretation herangezogen, so könnten beide Pflanzenbestände jeweils die Fläche der anderen Gesellschaft einnehmen. Der von IVERSEN (1936) für den Rotschwingelrasen angegebene Salzgehalt von ca. 2 % in der Außenmarsch von Skallingen deckt sich gut mit den oben angegebenen Chloridwerten.

Die Werte der unbeweideten Flächen sind mit denen des Juncetum gerardii der beweideten Seite vergleichbar. Für die Bestände des Rotschwingelrasens gilt die gleiche Feststellung wie für die Röhrichte; durch den höheren Wuchs und die Streuschicht wurde die Salzanreicherung gemindert, und damit liegen die Werte in allen drei Horizonten unter denen der vergleichbaren Höhenstufe auf der beweideten Seite.

Festuca rubra, auf der beweideten Seite immer nur oberhalb der Boddenbinse dominierend, kann die gleichen Bereiche einnehmen und zeigt damit ebenso wie diese und viele andere Arten des Salzrasens eine große Amplitude gegenüber dem Salzfaktor.

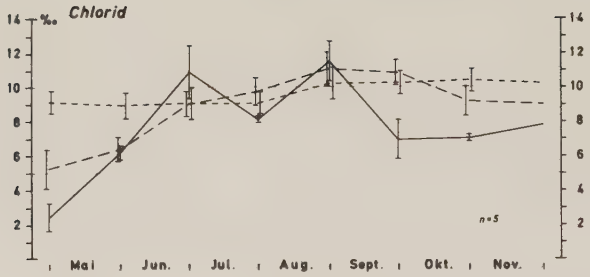

Abb. 19: Jahresgang des Chloridgehaltes im Bodenprofil unter einem Festuca rubra-Rasen mit Artemisia maritima

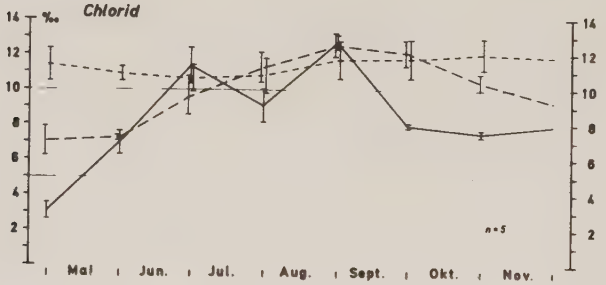

Abb. 20: Jahresgang des Chloridgehaltes im Bodenprofil unter einem Festuca-rubra-Rasen ohne Artemisia maritima

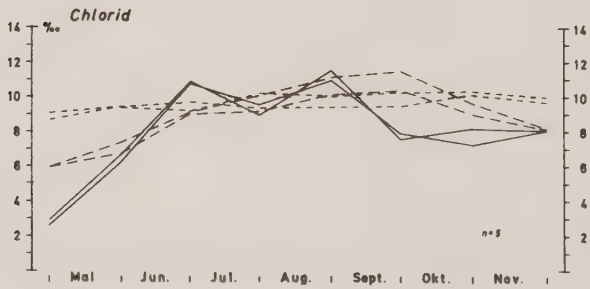

Abb. 21: Vergleich der Jahresgänge aus Abb. 19 und 20

Ein Vergleich der Röhrichtbestände mit dem Rotschwingelrasen zeigt, daß die Jahresgänge des Chloridgehaltes nicht so große Unterschiede aufweisen, wie unter Pflanzengesellschaften des beweideten Teiles. In Abb. 22 wurden die Werte aus den Röhrichtbeständen und dem Rotschwingelrasen (s. Abb. 16, 17, 18 u. 19) vereinigt. Um eine bessere Übersicht zu ermöglichen, wurden die drei Horizonte getrennt und die Streuungen nur bei drei der untersuchten Gesellschaften abgetragen.

Überraschend niedrig sind die Abweichungen der Mittelwerte in der obersten Bodenschicht. Außer im August liegt die Variationsbreite aller Mittelwerte bei 1 °/oo. Bei diesen geringen Unterschieden und den schon erwähnten hohen Streuungen der Einzelwerte läßt sich ein Unterschied zwischen den vier Pflanzengesellschaften in der obersten Bodenschicht statistisch nicht sichern. Die Differenzen der Mittelwerte in den Schichten von 10-15 cm und 30-35 cm sind etwas größer und liegen bei ca. 2 °/oo. Diese größere Differenz wird durch die höheren Werte des Rotschwingelrasens ohne Artemisia maritima hervorgerufen. Die Flächen mit dem Strandbeifuß weisen bis August, also während der Zeit des Hauptwachstums der Pflanzen, keinen statistisch zu sichernden Unterschied zu den Schilfbeständen auf.

3.342.3 Chloridgehalte unter Queckenbeständen der Strandwallkuppen

Die Amplitude der Quecke gegenüber Salz ist nach den vorliegenden Ergebnissen nicht so weit wie die der meisten bisher behandelten Arten. Die mosaikartige Ausbildung der verschiedenen Varianten im Rotschwingelrasen wird zur Wallkuppe hin scharf durch das Auftreten der Quecke begrenzt. Da die Queckenbestände auch auf den höheren, ausgesüßten Teilen der Wallkuppen großflächig vorhanden sind, war es von besonderem Interesse, Böden im salzbeeinflußten Grenzbereich zu analysieren, um die gesamte Variationsbreite zu ermitteln.

Hatte sich auf der unbeweideten Seite der Rotschwingel über den gesamten Bereich ausgedehnt, den die Boddenbinse auf beweideten Flächen einnimmt, so beherrscht Agropyron repens die

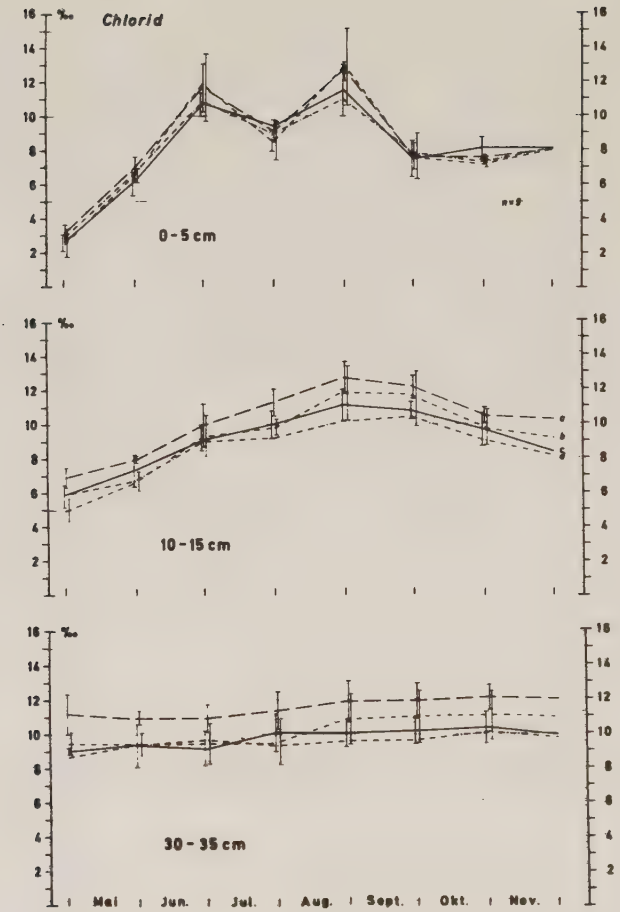

Abb. 22: Vergleich der Jahresgänge des Chloridgehaltes in verschiedener Bodentiefe unter Schilfbeständen (c) und Rotschwingelrasen (a,ohne Artemisia maritima, b,mit Artemisia, d,mit Juncus maritimus) auf der Wallsohle eines Strandwalles, d.h. in annähernd gleicher Lage zum Meeresspiegel

Wallkuppen und verträgt noch Salzgehalte, wie sie unter der Subassoziation von Leontodon autumnale des Juncetum gerardii gefunden worden sind. Die Chloridgehalte dieses Bereiches wurden in den Abb. 14 und 15 dargestellt. Abb. 23 zeigt die Verhältnisse unter Queckenbeständen, die gleiche Höhenlagen über dem Grundwasserspiegel einnehmen. Auffallend hoch sind die Streuungen der Werte. Verantwortlich dafür dürften der kleinräumige Wechsel in der Bodenbeschaffenheit sein. Alte Ameisenhügel, die gerade in dieser Höhenlage auf der beweideten Seite häufig anzutreffen sind, waren in den dichten, bis 80 cm hohen Queckenbeständen der unbeweideten Wälle teilweise zerfallen und somit nicht immer erkennbar. In kleineren Mulden konnten sich leicht größere Streumengen anhäufen.

Abb. 23: Jahresgang des Chloridgehaltes unter Queckenbeständen unbeweideter Strandwälle in verschiedenen Bodentiefen (a = 0-5 cm, b = 10-15 cm, c = 20-25 cm)

Von Juni bis August sind Unterschiede im Chloridgehalt der drei Entnahmetiefen wegen ähnlicher Mittelwerte und hoher Streuungen nicht zu sichern. Das dichte Geflecht aus Rhizomen in der obersten Bodenschicht (vgl. HAMILTON u. BUCHHOLTZ 1955) spricht aber auch hier für die günstigeren Lebensbedingungen der Pflanze im Oberboden.

3.343 Vergleich der Chloridgehalte unter einigen Pflanzengesellschaften von 1969-1971

Die in Abb. 24 dargestellten Jahresgänge des Chloridgehaltes unter einigen beweideten Salzrasengesellschaften zeigen, daß die Chloridverhältnisse über Jahre hinweg recht stabil sind. Besonders in den tieferen Schichten (ab 30 cm) sind kaum Schwankungen nachzuweisen. Besonders deutlich zeigt sich diese Erscheinung unter dem Andelrasen (Abb. 24, Ziff. 5, Buchst. d). Je näher die Bodenproben zur Bodenoberfläche hin liegen, desto stärker können sich die Besonderheiten eines Jahres hinsichtlich der Niederschlagstätigkeit und der Überflutungshäufigkeit durch Meerwasser auswirken. Die größten Unterschiede zwischen verschiedenen Jahresgängen liegen in den Frühjahrswerten der obersten Bodenschicht. Der besonders regenreiche Monat April 1970 führte unter allen Pflanzengesellschaften zu extrem niedrigen Chloridgehalten. Im April 1971 (auch im März) fielen kaum Niederschläge, daher kommt es zu den großen Unterschieden, wie sie aus Abb. 24 zu entnehmen sind. Dabei ist zu beachten, daß die ersten Proben 1970 Ende April entnommen wurden, 1971 bereits Anfang April. Auch unter nichtbeweideten Flächen waren die Frühjahrswerte von 1971 weit höher als im vorangegangenen Jahr (vgl. Tab. 8). Im Frühjahr 1969 ergaben sich mittlere Werte. Die Chloridanreicherungen sind in allen drei Untersuchungsjahren ähnlich, allerdings tritt das Maximum in verschiedenen Monaten auf: 1969 unter den meisten Pflanzengesellschaften erst Ende September, 1970 Ende August und 1971 bereits Ende Juli. Die Zunahme der Konzentration während der Sommermonate verläuft nicht gleichmäßig, sondern wird immer wieder von Regenperioden unterbrochen. Aufgrund der Trockenheit im Herbst 1971 ist ein nochmaliger Anstieg der Chloridkonzentration in der obersten Bodenschicht nicht auszuschließen.

Eine Ausnahme von den besprochenen Verhältnissen unter den meisten Salzrasen im Untersuchungsgebiet stellen die Strandwallkuppen dar. 1969 konnte während des ganzen Jahres unter der Weidelgrasweide kein Chlorid nachgewiesen werden. 1970 wurden diese Flächen erst versalzt, nachdem sie im Herbst überflutet worden waren. Da das Frühjahr 1971 sehr niederschlagsarm war,

konnten die Salze, die im vorangegangenen Winter eingespült worden waren, nicht wieder ausgewaschen werden. So kam es 1971 auch unter den Weidelgrasweiden der älteren Strandwälle zu ausgeprägten Jahresgängen des Chloridgehaltes. Mit bereits einsetzenden Niederschlägen vor der Probennahme läßt sich erklären, daß dabei die maximalen Konzentrationen nicht in der obersten Bodenschicht nachgewiesen wurden.

Alle Wallkuppen, die nicht von den Fluten erreicht wurden, enthielten auch 1971 kein Chlorid.

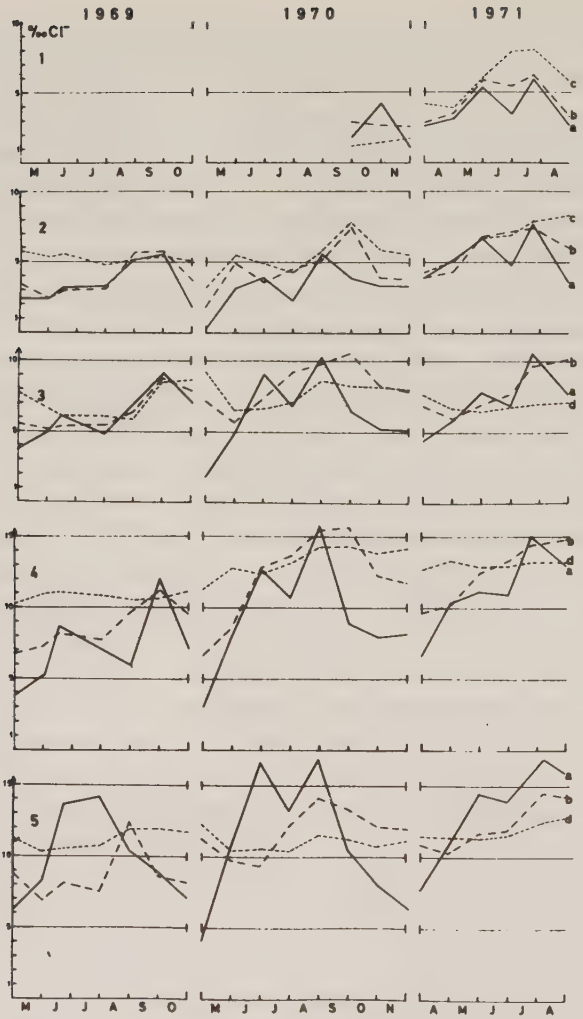

Abb. 24: Verschiedene Jahresgänge des Chloridgehaltes in Böden unter Pflanzengesellschaften beweideter Strandwälle.
1= Lolium-Trittrasen, 2= Juncetum gerardii mit Leontodon autumnalis, 3= Juncetum gerardii-Festuca rubra-reich, 4= Juncetum gerardii- Plantago maritima-reich, 5= Puccinellietum maritimae.
(a= 0-5cm, b= 10-15cm, c= 20-25cm, d= 30-35cm)

Tab. 8: Chloridkonzentrationen unter verschiedenen Salzrasengesellschaften im Frühjahr 1971

A. Beweidete Flächen

1) Juncetum gerardii, Plantago maritima-reich

Bodentiefe (cm)	März			April			Mai		
	$\bar{x}$	s	s %	$\bar{x}$	s	s %	$\bar{x}$	s	s %
0- 5	7,55	0,7	9,3	10,1	0,9	9,0	14,2	2,5	17,6
10-15	9,74	1,1	11,3	9,97	1,15	11,6	14,3	1,8	12,5
30-35	14,88	1,49	10,1	14,56	1,5	10,3	14,7	2,15	14,7

2) Juncetum gerardii auf den jüngeren Strandwällen

0- 5	5,30	0,32	4,0	7,90	1,2	22,8	10,30	0,40	3,9
10-15	8,01	0,54	7,0	7,68	0,61	7,6	9,28	0,54	5,9
30-35	8,35	0,46	5,2	8,86	0,61	7,3	8,45	0,38	4,5

B. Nicht beweidete Flächen

1) Röhrichte

0- 5	6,23	0,84	13,5	7,01	0,36	5,1	8,62	0,34	3,9
10-15	7,82	0,52	6,6	7,31	0,53	7,2	8,33	0,34	4,1
30-35	9,67	0,29	3,0	9,22	0,61	6,6	9,11	0,71	7,8

2) Rotschwingelrasen mit Artemisia maritima

0- 5	5,86	0,83	14,2	6,93	0,24	3,5	9,28	0,56	6,0
10-15	7,90	0,39	5,0	7,53	0,64	8,4	8,85	0,69	7,8
30-35	9,55	1,21	12,7	9,34	1,51	16,1	9,22	1,22	13,2

3) Rotschwingelrasen ohne Artemisia maritima

0- 5	5,99	0,81	13,5	7,34	0,33	4,6	9,96	0,77	7,8
10-15	8,55	0,11	1,3	7,85	0,46	5,8	9,70	0,83	8,6
30-35	11,04	0,79	7,2	10,78	0,93	8,6	11,00	0,73	6,6

4) Queckenrasen der Strandwallkuppen

0- 5	5,22	0,94	18,0	6,13	0,49	8,0	8,04	0,59	7,4
10-15	6,28	0,07	1,2	5,92	0,31	5,2	7,51	0,57	7,6
30-35	6,52	0,52	8,1	6,32	0,49	7,6	7,50	0,39	5,2

3.4 Gehalte an Gesamtkohlenstoff, Gesamtstickstoff und die C/N-Verhältnisse der untersuchten Böden

3.41 Gesamtkohlenstoffgehalte

Nach EVERS, SCHÖPFER und MIKOSS (1968) erweisen sich die kohlenstoffbezogenen Nährelemente als gute Indikatoren für die allgemeine Ernährungssituation. Da der Gesamtstickstoff in den organischen Bestandteilen der Auflageschicht gebunden ist, ergibt sich für den Kohlenstoff ein ähnliches Verteilungsmuster wie für den Gesamtstickstoff. Geringe Abweichungen treten nur in vertikaler Richtung eines Profiles auf, weil die Stickstoffkonzentration mit zunehmender Bodentiefe weniger stark abnimmt als die des organisch gebundenen Kohlenstoffs (SCHMIDT 1970). Diese Erscheinung wird bei der Besprechung der C/N-Verhältnisse noch veranschaulicht. Eine ausführliche Beschreibung der Kohlenstoffkonzentrationen erscheint nicht erforderlich. Hingewiesen sei nur auf die höchsten Analysenwerte einiger Einzelproben, die zwischen 28 und 29 % schwankten. HOPPE (1971) gibt den höchsten flächenbezogenen Wert mit 50,7 t/ha in den obersten 6 cm einer Wallkuppe an. PERSCHKE (1974) hat den Gesamtkohlenstoff in den organischen Auflageschichten verschieden alter Strandwälle bestimmt. Auf den ältesten Wällen betrug der C.-ges.-Vorrat 417,1 t/ha, bei einer Torfmächtigkeit von ca. 110 cm. Mit abnehmendem Alter der Strandwälle verringern sich auch die Torfmächtigkeiten und entsprechend die Gehalte an Kohlenstoff.

3.42 Gesamtstickstoffgehalte

3.421 Prozentuale Angaben.

Den zahlreichen Untersuchungen über Chloridkonzentrationen unter verschiedenen Pflanzengesellschaften stehen nur wenige Arbeiten über die Stickstoffversorgung dieser Vegetationseinheiten gegenüber. Die bisher vorliegenden Daten (FEEKES 1936, EVANS 1953, BEEFTINK 1965, SARGEBARTH 1966, SILVA 1970, TYLER 1971) erlauben keine endgültigen Aussagen und zeigen kein einheitliches Bild.

Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation läßt die besten Aussagen über die Versorgung der Pflanzen mit diesem Element zu (ELLENBERG 1964, 1963). Ein ungefähres Maß dafür ist mit der einmaligen Bestimmung des Gesamtstickstoffs (sowie des C/N-Verhältnisses) gegeben. Deshalb wurden Proben aus verschiedenen Bodenhorizonten, wie sie für die Chloridanalysen monatlich entnommen wurden, nur einmal auf ihren Gehalt an Gesamtstickstoff und Gesamtkohlenstoff analysiert. Ökologisch relevante Aussagen sind aber nur dann möglich, wenn es sich um ähnlich strukturierte Böden handelt. Da die Böden des Graswarders von extrem nassen Lagen am Fuße der Strandwälle bis zu sehr trockenen auf den Wallkuppen variieren, sich damit stark unterscheiden und außerdem verschieden bewirtschaftet werden, ist diese Bedingung hier nicht durchweg erfüllt. Nur Proben von jüngeren oder älteren Strandwällen, aber in gleicher Höhenlage über dem Meeresspiegel, d.h. mit annähernd gleicher Wasserversorgung, lassen Vergleiche zu.

Entsprechend den organischen Auflagerungen, wie sie in Gebieten mit relativem Anstieg des Meeresspiegels auftreten (vgl. Abb. 4), waren von vornherein hohe Stickstoffkonzentrationen zu erwarten. Eine Beziehung zwischen Gehalt an organischem Material und Stickstoff, wie sie z.B. von SIIRA (1970) und SCHMIDT (1970) gefunden wurde, ist auch im Untersuchungsgebiet nachzuweisen. Die größte Konzentration von organischen Stoffen findet sich unter allen untersuchten Probeflächen in den obersten Zentimetern des Bodenprofils. Das gleiche gilt für die Stickstoffgehalte. Je größer die Entnahmetiefe in den aufgewachsenen organischen Schichten, desto geringer sind die Anteile an Humus und Stickstoff. Der Übergang von der Auflageschicht zum Mineralboden wird in einer sprunghaften Abnahme nicht nur des Humusgehaltes, sondern auch der Stickstoffkonzentration deutlich. Zahlreiche Proben aus dem Mineralboden enthalten nur 0,01 - 0,08 % Gesamtstickstoff (HOPPE 1971) und entsprechen damit den Angaben von SIIRA (1970).

Ein Juncetum gerardii mit weitflächiger Verbreitung mag als Beispiel dienen (Tab. 9). Ähnliche Abstufungen finden sich in den meisten Profilen. Im Bereich der Wallkuppen nimmt die Mächtigkeit der organischen Auflagerungen schneller ab,

Tab. 9: Glühverlust, Gesamtkohlenstoff- und Gesamtstickstoffkonzentration in Bodenschichten unter einer Boddenbinsenweide (n = 5)

Bodentiefe (cm)	Glühverlust (%)			Ges.-Kohlenstoff (%)			Ges.-Stickstoff (%)		
	$\bar{x}$	s	s %	$\bar{x}$	s	s %	$\bar{x}$	s	s %
0- 5	50,0	4,9	9,8	23,2	2,18	9,4	1,66	0,11	6,6
10-15	38,5	5,8	15,0	17,7	3,1	17,2	1,46	0,19	13,0
30-35	19,8	1,7	8,8	8,1	0,4	4,9	0,68	0,05	7,4

und in einer Tiefe von 20-25 cm wird bereits der Mineralboden erreicht. Der Glühverlust beträgt dann nur noch 2 %, und die Gesamtstickstoffgehalte fallen auf die oben angegebenen Werte.

Auf den älteren Strandwällen der beweideten Seite betrugen die Gesamtstickstoffkonzentrationen in den obersten 5 cm durchgehend über 1 %. Der höchste Analysenwert einer Einzelprobe mit 1,93 % wurde im Oberboden des tiefsten Bereiches einer Boddenbinsenweide (reich an Plantago maritima) gefunden. In dieser Ausbildung des Juncetum gerardii, das zugleich die stärksten Chloridkonzentrationen aufwies, lag auch der Mittelwert von 6 Proben beim Gesamtstickstoff mit 1,79 % am höchsten. In Tab. 10 wurden die prozentualen Gesamtstickstoffgehalte aller untersuchten Probeflächen der beweideten Strandwälle zusammengestellt. Im Oberboden (0-5 cm) sind die Streuungen der Einzelwerte um den Mittelwert so groß, daß kein Unterschied zwischen den Pflanzengesellschaften statistisch zu sichern ist. Die geringen Unterschiede lassen sich mit einer sehr gleichmäßigen Durchwurzelung der obersten Bodenschicht in allen Beständen erklären. Obwohl Rhizome und grobe Wurzelreste aus den Proben entfernt wurden, verblieb doch ein großer Anteil feiner, toter und von diesen nicht zu trennenden lebender Wurzeln (vgl. TYLER 1971b u.a.) in den Proben. In den Bodenschichten von 10-15 cm und 30-35 cm zeichnen sich größere Unterschiede ab. Auffallend hoch sind die Werte in allen Bodenschichten unter dem Andelrasen. Diese Erscheinung dürfte mit dem Wuchsverhalten des Andels in Zusammenhang stehen. Durch

Tab. 13: Gesamtstickstoffkonzentrationen (%) in verschiedenen Bodenschichten unter Pflanzengesellschaften beweideter Strandwälle

Pflanzenbestand	Probefln.	Entnahmetiefen								
		0-5cm			10-15cm			30-35cm		
	n	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%
Puccinellietum mar.										
älterer Wall	5	1,36	0,32	23,6	1,37	0,56	40,8	1,24	0,33	26,6
jüngerer Wall	5	1,68	0,16	9,5	1,61	0,11	6,8	1,28	0,21	16,4
Juncetum gerardii-Plantago mar.-reich	6	1,79	0,10	5,6	1,45	0,19	13,1	0,83	0,40	48,3
Juncus ger.-reich										
älterer Wall	5	1,66	0,11	6,6	1,20	0,11	9,2	0,78	0,05	6,4
jüngerer Wall	5	1,51	0,07	4,6	1,26	0,17	13,5	0,67	0,11	16,4
Festuca rubra-reich	5	1,58	0,08	2,0	1,37	0,11	8,0	0,41	0,16	39,0
Lit Leontodon aut.	5	1,55	0,16	9,7	1,30	0,17	13,1	0,34	0,19	56,0 (20-25cm)
Lolium perenne	5	1,40	0,36	25,6	0,55	0,27	49,2	Mineralboden		

das kräftige Wachstum der Wurzeln, die in jedem Jahr erneut von der Bodenoberfläche bis in eine Tiefe von ca. 35 cm vordringen, werden immer wieder frische organische Stoffe nachgeliefert. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, führt diese Nachlieferung hier - gegenüber anderen Pflanzengesellschaften - zu beträchtlichen Unterschieden im Stickstoffgehalt. Der Unterschied zwischen dem Puccinellietum und der Plantago maritima-reichen Ausbildung des Juncetum gerardii läßt sich mit 95 % sichern, der Unterschied zur normalen Ausbildung mit 99 %.

Mit Anstieg des Geländes verringern sich die Torfmächtigkeiten, und so kommt es bei der Festuca rubra-reichen Ausbildung des Juncetum gerardii in einer Tiefe von 30-35 cm unter den Trittrasen der Wallkuppen bereits in 10-15 cm zu einer Durchmischung mit Mineralboden. Entsprechend stark ist der Abfall der Gesamtstickstoffkonzentrationen in den angegebenen Tiefen.

Auch auf den seit ca. 20 Jahren nicht mehr beweideten Strandwällen ist eine Abnahme des Glühverlustes und damit verbunden eine Abnahme des Kohlen- und Stickstoffgehaltes in allen Tiefen zu beobachten.

Tab. 11: Glühverlust (%), Gesamtkohlenstoff- (% C) und Gesamtstickstoffkonzentrationen (% N) in Bodenschichten unter einem Rotschwingelrasen. (n = 5).

Bodentiefe (cm)	Glühverlust (%)			Ges.-kohlenstoff (%)			Ges.-Stickstoff (%)		
	$\bar{x}$	s	s %	$\bar{x}$	s	s %	$\bar{x}$	s	s %
0- 5	33,1	4,11	12,4	15,5	2,3	15,1	1,11	0,14	12,6
10-15	15,0	1,57	10,5	6,8	1,1	16,2	0,57	0,10	17,3
30-35	10,2	2,1	20,8	3,9	1,0	25,2	0,39	0,09	23,1

Werden die Werte aus Tab. 9 (beweidete Probefläche) mit denen der Tab. 11 (unbeweidete Probefläche) verglichen, so fällt die starke Abnahme der Glühverluste (und damit verbunden geringere Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte) in allen Bodentiefen auf, obwohl beide Flächen in gleicher Höhe zum Meeresspiegel liegen. Diese Unterschiede lassen sich erst nach näheren Untersuchungen

Tab. 12: Gesamtstickstoffkonzentrationen (%) in verschiedenen Bodenschichten unter Pflanzengesellschaften nicht beweideter Strandwälle

Pflanzenbestand	Probefln.	Entnahmetiefen								
		0-5cm			10-15cm			30-35cm		
	n	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%
Phragmites communis	5	1,08	0,20	19,6	0,81	0,18	22,0	0,75	0,02	1,9
Juncus maritimus	5	1,26	0,20	15,9	0,88	0,17	19,3	0,80	0,14	17,5
Festuca rubra -										
mit Artemisia mar.	5	0,99	0,04	4,0	0,42	0,12	28,6	0,28	0,03	10,7
ohne Artemisia mar.	5	1,11	0,14	12,6	0,57	0,10	17,5	0,39	0,09	23,1
Agropyron repens	7	0,89	0,26	28,2	0,46	0,07	15,2	0,20	0,08	40,0 (20-25cm)

erklären. Möglicherweise wurden die unbeweideten (ältesten) Strandwälle nach dem Durchbruch des Nehrungshalses (vgl. Kap. 1.2 u. Abb. 3) stärker überdünt. Aus Tab. 12 sind die Gesamtstickstoffkonzentrationen in Böden unter nicht beweideten Salzrasen zu ersehen.

Die flächenbezogenen Gesamtstickstoffvorräte lassen zwar noch keine Aussagen über die den Pflanzen verfügbaren Mineralstickstoffmengen zu, sie vermitteln aber einen Einblick in die Dynamik dieses Küstenökosystems.

HOPPE (1971) hat die Stickstoffvorräte unter verschiedenen Pflanzengesellschaften des Graswarders bis zu einer Tiefe von 35 cm berechnet. Sie konnte zeigen, daß die Gesamtstickstoffvorräte in den obersten 5 cm der Bodenschicht zwischen Wallsohle und Wallkuppe beträchtlich variieren, obwohl in den prozentualen Gehalten keine Unterschiede festzustellen waren (vgl. Tab. 10). In den obersten 5 cm unter der Weidelgrasweide einer Wallkuppe fanden sich 4 145 kg/ha N.-ges., unter einem Boddenbinsenrasen aber nur 2 494 kg/ha. Werden die Vorräte bis zu einer Tiefe von 35 cm berechnet, so macht sich die Abnahme der Torfmächtigkeit auf den Wallkuppen bemerkbar. In Böden unter dem Juncetum gerardii wurden 17 200 kg/ha und unter der Weidelgrasweide nur 9 800 kg/ha errechnet. Der Unterschied zwischen den Gesamtstickstoffvorräten der Wallkuppe und der Wallsohle wird noch größer, wenn die organischen Auflagerungen in ihrer gesamten Mächtigkeit berücksichtigt werden. PERSCHKE (1974) ermittelte unter einem Juncetum gerardii der ältesten Strandwälle eine Torfmächtigkeit von über 1 m. In dieser Torfschicht wurde eine Gesamtstickstoffmenge von ca. 31 500 kg/ha gefunden. Bei diesem Wert läßt sich mit Sicherheit sagen, daß der weitaus größte Teil der abgelagerten organischen Substanz und des darin enthaltenen Gesamtstickstoffs totes Kapital sind (vgl. EVERS 1961). Anhand des bekannten Alters dieser Strandwälle können im Jahresdurchschnitt abgelagerte Stickstoffmengen berechnet werden. Bei einem Alter von ca. 470 Jahren ergibt sich ein Zuwachs von ca. 67 kg/ha im Jahr. Allein die Höhe dieses Stickstoffgewinns zeigt, wie nährstoffreich diese Küstenstandorte sein müssen.

Die Herkunft dieser Nährstoffmengen und deren Kreisläufe zu klären, wäre zweifellos sehr interessant, war aber nicht Aufgabe der vorliegenden Arbeit. Vermutlich spielen Exkremente der zahlreichen Vögel und Stickstoffbindung durch Cyanophyceen mit eine entscheidende Rolle, möglicherweise aber auch Zufuhren mit dem Seewasser und durch die Luft.

3.43 Die C/N-Verhältnisse der untersuchten Böden

Die C/N-Werte aller Proben liegen in einem überraschend niedrigen und zugleich engen Bereich. Das weiteste Verhältnis in einer Einzelanalyse wurde mit 16,9 in den obersten 5 cm unterhalb einer Boddenbinsenweide gefunden. Obwohl innerhalb eines Bodenprofils grundsätzlich eine Verengung des C/N-Verhältnisses in vertikaler Richtung festzustellen ist (vgl. SCHMIDT 1970), treten in den organischen Schichten des Graswarders Besonderheiten auf. In den Proben, die PERSCHKE (1974) untersuchte, trat zwar auch eine Abnahme des C/N-Verhältnisses mit zunehmender Bodentiefe auf; mit Beginn der unzersetzten Schilftorfe erweiterte sich dieses Verhältnis jedoch sprunghaft, und in einer Tiefe von ca. 70 cm unter der Bodenoberfläche fand der Autor C/N-Verhältnisse von nahezu 20.

Trotz der geringen Variationsbreite der C/N-Werte ist doch eine deutliche Differenzierung verschiedener Vegetationseinheiten möglich. So nimmt das C/N-Verhältnis von den unteren feuchten Probeflächen zu den trockeneren der Wallkuppen hin ab. Infolge der besseren Durchlüftung sind die organischen Schichten auf den Wallkuppen stärker mullartig. Grobe Pflanzenreste wie in den grundwassernäheren Böden sind dort nicht mehr erkennbar. Im Mull werden die Kohlenhydrate rasch mobilisiert, was zu einem engeren C/N-Verhältnis führt. Das C/N-Verhältnis gilt als gute Charakteristik für die Humusform und gibt Aufschluß über die biologische Aktivität des Bodens (SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL 1970, KUBIËNA 1953, EVERS 1961, 1967 u.a.)

Obwohl die Andelbestände dem Wasser am nächsten liegen und damit die feuchtesten Standorte darstellen, wurden in ihren Oberböden nicht die weitesten C/N-Verhältnisse gefunden. Trotz

der geringen Variationsbreite von 13,2 bis 15 lassen sich die 5 Probeflächen der jüngeren Strandwälle gegen die der älteren mit 95 % Wahrscheinlichkeit trennen. Das gleiche läßt sich beim Juncetum gerardii feststellen. Die besonders hohen Gesamtstickstoffkonzentrationen, die unter dieser Pflanzengesellschaft analysiert wurden, führen nicht zu ausgesprochen engen C/N-Verhältnissen. Auf Untersuchungsflächen der jüngeren Strandwälle mit der Boddenbinse wurden sogar die weitesten C/N-Verhältnisse des gesamten Graswarders (in den oberflächlichen Bodenschichten) gefunden. Von insgesamt 31 Probeflächen reicht die Amplitude von 13,1 bis 16,9 (0-5 cm). Die Differenz zwischen dem Minimal- und dem Maximalwert ist nicht wegen der wesentlich höheren Anzahl der Untersuchungsflächen doppelt so hoch wie beim Andelrasen, sondern weil die Amplitude in der Lage zum Grundwasserspiegel viel größer ist. So weichen die Varianten, wie sie im vegetationskundlichen Teil beschrieben worden sind, im Hinblick auf die C/N-Verhältnisse deutlich voneinander ab. Wie beim Andelrasen unterscheiden sich außerdem die Böden ein und derselben Variante, wenn sie auf verschieden alten Wällen liegen.

Die Amplitude der C/N-Werte unter der Boddenbinsenweide wird enger, wenn nicht alle Varianten dieser Pflanzengesellschaft zusammengerechnet werden. So verringert sich die gesamte Variationsbreite von 14,0 - 16,9 auf 14,5 - 16,9, wenn der Boddenbinsenrasen mit Leontodon autumnale nicht berücksichtigt wird. Diese Werte vom Graswarder entsprechen denen vom Kastwerder mit 14,0 (SAUERBAUM 1966). TYLER (1971b) gibt C/N-Werte unter Boddenbinsenweiden von 12 und 13 an.

Die sich andeutende Verengung des C/N-Verhältnisses mit ansteigendem Gelände, wie sie schon innerhalb des Juncetum gerardii beobachtet wurde, setzt sich zu den Wallkuppen hin fort.

Auf den Kuppen der älteren Wälle beträgt die organische Auflageschicht auf maximal 20 cm Mächtigkeit. Der Horizont von 30-35 cm befindet sich bereits im Mineralboden und wurde nicht mehr berücksichtigt. Die Werte der 5 untersuchten Flächen variieren im Oberboden von 11,0 - 12,7 und in der Schicht von 10-15 cm von 9,3 - 10,9. Alle C/N-Verhältnisse in Böden unter Probeflächen

Tab. 13: [illegible]-Verhältnisse in verschiedenen Bodenschichten unter Pflanzengesellschaften beweideter Strandwälle

Pflanzenbestand	Probefl.	Entnahmetiefen 0-5cm			10-15cm			30-35cm		
	n	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%	$\bar{x}$	s	s%
Puccinellietum mar.										
älterer Wall	5	13,0	0,56	4,3	12,4	1,0	8,5	11,9	1,1	9,6
jüngerer Wall	5	14,7	0,41	2,8	13,8	0,66	4,8	11,9	0,85	7,2
Juncetum gerardii-										
Plantago mar.-reich	6	15,4	0,69	4,5	12,9	0,86	6,7	11,7	0,46	3,8
Juncus ger.-reich										
älterer Wall	5	14,7	0,86	5,8	12,2	0,27	2,3	12,0	0,39	3,3
jüngerer Wall	5	16,6	0,23	1,4	14,5	0,87	6,0	12,8	0,80	6,2
Festuca rubra-reich	5	14,7	0,90	6,2	11,9	0,20	2,1	12,3	0,80	6,5
mit Leontodon aut.	5	14,1	0,62	4,4	11,4	0,89	7,8	10,7	0,36	3,3 (20-25cm)
Lolium perenne	5	12,3	0,69	5,6	10,3	0,67	6,6	Mineralboden		

der beweideten Seite wurde in Tab. 13 wiedergegeben. Dabei handelt es sich um Mittelwerte. Das niedrigste C/N-Verhältnis aller Bodenproben in der Oberfläche (0-5 cm) betrug 11,0; das niedrigste C/N-Verhältnis aller Proben 9,3.

Die C/N-Verhältnisse unter den Untersuchungsflächen der unbeweideten Seite zeigen mit zunehmender Entfernung vom Ufer ähnliche Abstufungen wie auf den beweideten Strandwällen. Das weiteste C/N-Verhältnis wurde auch in diesem Falle nicht in den Böden gefunden, die dem Wasser am nächsten lagen, sondern in den etwas höheren Lagen (s. Tab. 14).

Die Abstufung des C/N-Verhältnisses in tieferen Bodenschichten sowohl in Beständen von Juncus maritimus als auch in denen von Phragmites communis weicht von allen untersuchten Böden ab. Normalerweise tritt mit zunehmender Bodentiefe eine Verengung des C/N-Verhältnisses ein. Bei den Flächen mit Juncus maritimus ist die Abnahme der Werte so gering, daß Unterschiede nicht zu sichern sind, und bei Phragmites communis erhöht sich der Wert sogar von der obersten Schicht bis in eine Tiefe von 10-15 cm, erst dann ist eine Abnahme zu beobachten. Eine Erklärung dürfte in der langsamen Verwitterung der Röhrichtstreu zu finden sein. So ist der Anstieg der C/N-Werte unter Salzrasen, die heute keine Röhrichte mehr enthalten, unter denen aber unzersetzte Schilftorfe zu finden sind (vgl. PERSCHKE 1974) nicht verwunderlich.

Unter den Böden des sich anschließenden Rotschwingelrasens mit und ohne Artemisia fanden sich wieder C/N-Verhältnisse mit zunehmender Verengung in tieferen Bodenschichten. Die Gegenüberstellung der beiden Bestände bringt sowohl bei den Einzelflächen als auch bei 5 verschiedenen Flächen keine zu sichernden Unterschiede.

Die Queckenbestände auf den Wallkuppen, in die Artemisia maritima zunehmend eindringt oder Lepidium latifolium häufiger vertreten ist, weisen in der obersten Bodenschicht Variationsbreiten der C/N-Verhältnisse von 11,9 - 13,0 (n = 7) auf. Damit finden sich die günstigsten C/N-Verhältnisse, wie auf der beweideten Seite, auf den Wallkuppen.

Tab. 14: [illegible]-Verhältnisse in verschiedener Bodenschichten unter Pflanzengesellschaften nicht bewässerter Strandwälle

Pflanzenbestand	Probefl.	Entnahmetiefen								
		0-5cm			10-15cm			30-35cm		
	n	$\bar{x}$	s	$s^{\%}$	$\bar{x}$	s	$s^{\%}$	$\bar{x}$	s	$s^{\%}$
Phragmites communis	5	13,5	0,70	5,2	13,9	0,75	5,4	12,2	0,80	6,6
Juncus maritimus	5	12,6	0,80	6,5	12,3	0,81	6,6	12,1	0,87	7,2
Festuca rubra -										
mit Artemisia mar.	5	13,7	0,29	2,1	11,8	0,93	7,9	11,4	0,48	4,3
ohne Artemisia mar.	5	13,8	0,15	1,1	11,8	0,50	4,3	10,6	0,68	6,4
Agropyron repens	7	12,5	0,42	3,3	11,4	0,43	3,8	10,9	0,73	6,7 (20-25cm)

Allgemein wurden auf den seit ca. 20 Jahren nicht mehr beweideten Strandwällen engere C/N-Verhältnisse als auf den beweideten Flächen festgestellt. Nur die Oberböden der Wallsohlen (Andelrasen auf der beweideten Seite und Röhrichte auf der unbeweideten) weichen von dieser Regel ab.

Zwischen den Wallkuppen der jüngeren und älteren Wälle, aber auch zwischen denen der beweideten und unbeweideten Seite sind keine Differenzen zu sichern. Ein C/N-Verhältnis von 11-12 scheint allgemein im Oberboden nicht unterschritten zu werden. In den unteren Schichten aller untersuchten Böden wurden Mittelwerte von 10,5 und Einzelwerte von 8,6 nicht unterschritten. Die hohen Gesamtstickstoffvorräte und engen C/N-Verhältnisse lassen eine gute Versorgung der Salzrasen des Graswarders mit Stickstoff vermuten.

4. Diskussion der Ergebnisse

Die Vegetation des Graswarders wird neben den Faktoren Wasser, Salz und Nährstoffe besonders stark vom Faktor Beweidung geprägt. Die intensive Nutzung führt zu stabilen Pflanzengesellschaften, die sich über lange Zeiträume nicht verändern. Diese Weideklimaxgesellschaften, in denen Pflanzenarten mit ganz unterschiedlicher Konstitution (ELLENBERG 1952), wie z.B. horstförmiger Wuchs, rosettiger Wuchs, gutes Regenerationsvermögen, Einjährigkeit etc., vorkommen, sind wahrscheinlich Ersatzgesellschaften von Röhrichten.

Große Flächen des Graswarders waren nach ihrer Entstehung mit Röhrichten bedeckt. Der unterste Teil der organischen Auflageschichten besteht auf den älteren Wällen bis zu einer Mächtigkeit von über 50 cm aus unzersetzten Schilftorfen. PERSCHKE (1974) hat durch Bohrungen die Verbreitung dieser Schilftorfe auf dem Graswarder ermittelt (Abb. 25).

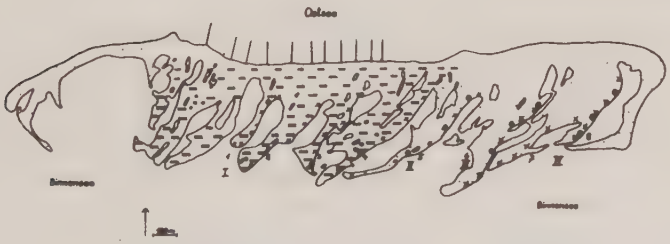

Abb. 25: Die Verbreitung der Schilftorfe auf dem Graswarder (aus PERSCHKE 1974)

Auf den Strandwällen, die zwischen 1700 und 1800 entstanden sind, konnten keine Schilfreste im Torf nachgewiesen werden. Wahrscheinlich setzte zu dieser Zeit eine Weidenutzung ein. Auf die Schilftorfe des Graswarders weist schon SEIFERT (1955) hin. Der Verfasser gibt aber als Erklärung für das Verschwinden der Schilfbestände eine stärkere Versalzung des Lagunenwassers an, die mit der Entwicklung des Graswarders als Insel in Zusammenhang gestanden haben soll. Wörtlich schreibt SEIFERT: "Auf dem gesamten Graswarder ist heute an keiner Stelle mehr Schilf vorhanden, trotzdem noch offene Wasserflächen bestehen."

Da gerade zu dem Zeitpunkt, als der Verfasser diese Feststellung traf, Stein- und Graswarder wieder zusammenwuchsen und damit das Inselstadium beendet wurde, scheint die Ausbildung der heutigen Schilfbestände in einem natürlichen Zusammenhang mit der geomorphologischen Entwicklung des Gebietes zu stehen. Gegen diese Theorie spricht jedoch, daß die Schilfbestände nur im unbeweideten Teil des Graswarders - und auch hier nur teilweise - auftreten. An einigen Lagunenrändern stimmen die Grenzen der Röhrichte mit der Grenze, die der Weidezaun bildet, überein.

Wie stark das Auftreten von Schilfbeständen an Küstenstandorten mit Nichtbeweidung korreliert ist, geht aus zahlreichen Beobachtungen in verschiedenen Gebieten hervor. LUTHER (1961) berichtet von der Südküste Finnlands, wo der inneren Schärenzone ein Schilfgürtel vorgelagert ist. Große Phragmites-Dickichte, hauptsächlich in geschützten Buchten, werden von DU RIETZ (1925) vom Stockholmer Schärenhof angegeben. Am Isefjord wird nach MIKKELSEN (1949a) die Grenze zwischen Salzwiese und Röhricht durch einen Zaun dargestellt (vgl. DAHLBECK 1945). Gut entwickelte Zonen von Phragmites communis gibt es auf Alana (PALMGREN 1961), an der nördlichen Küste des Bottnischen Meerbusens (HAVAS 1961) und auf Ölsemagle Revle (GRAVESEN u. VESTERGAARD 1969). Die Schilfbestände waren aber nicht nur auf dem Graswarder viel stärker verbreitet, sondern auch an der Schlei, wo STEINFÜHRER (1955) ebenfalls gut erhaltene Reetwurzeln unter Gesellschaften fand, in denen die Pflanze heute nicht

mehr besteht. PREUSS (1911/12) berichtet vom häufigen Auftreten der Röhrichte im gesamten Gebiet der Deutschen Ostsee-Küste: "Besonders ausgedehnte Rohrbestände kennzeichnen die Ufer des Kurischen, des Frischen und Stettiner Haffs; sie sind aber noch zahlreich an der neuvorpommerschen und schleswig-holsteinischen Küste."

Neuere Beobachtungen über die Ausbreitung von Phragmites communis nach Beendigung der Bewirtschaftung liegen vor von FUKAREK (1969), KLOSS (1969), TYLER (1969) und SIIRA (1970). Da nach Untersuchungen von HASLAM (1970) Phragmites communis durchaus auf Flächen gedeihen kann, unter denen das Grundwasser erst in 1 m Tiefe ansteht, und auch nährstoffreiche Standorte besiedelt, die von Zeit zu Zeit überflutet werden (HASLAM 1965), dürfte Schilf die alten, flachen Strandwälle nach Aufhören der Beweidung vermutlich ganz besiedeln. Breite Schilfgürtel würden auch auf den jüngeren, höheren Strandwällen zu finden sein und sämtliche ähnlichen Flächen an allen Ufern der Ostsee bedecken.

Landeinwärts würden sich mit zunehmendem Ansteigen des Geländes wahrscheinlich Wälder anschließen. An Ufern, die nicht der Nutzung unterlagen, konnte sich an dichte Schilfbestände ein Erlen-Weidensaum anschließen (LUTHER 1961). WEEVERS (1942) konnte studieren, wie sich ein Röhricht unter natürlichen Bedingungen entwickelte. In diesen Beständen breiteten sich Weiden aus und außerdem Arten wie Solanum dulcamara, Lycopus europaeus, Mentha aquatica u.a., die deutlich auf das Alnion hinweisen. Ähnliche Beobachtungen liegen vor von der Kieler Förde (bei Heikendorf) von RAABE (1965).

Die Wirkungen des Salz- und des Wasserfaktors müssen gemeinsam betrachtet werden, weil sie sich unter natürlichen Bedingungen nicht trennen lassen.

Beim Vergleich der Schwankungen des Chloridgehaltes in verschiedenen Jahren (vgl. Abb. 24) muß darauf hingewiesen werden, daß die Bodenproben nach festen Terminen (monatlich) entnommen worden sind. Gerade die Werte der obersten Bodenschicht unterliegen damit je nach Wetterlage während der

Probeentnahme großen Zufälligkeiten. Im Extremfall kann es während der Entnahmetermine eines Jahres ständig regnen, im folgenden Jahr aber immer trocken sein. Trotz ähnlicher Niederschlagsverteilung und -höhe würde der Kurvenverlauf sehr unterschiedlich aussehen. Es ist deshalb empfehlenswert, Bodenproben nicht nach festen Terminen, sondern nach Wetterperioden zu entnehmen. Bei den eigenen Untersuchungen stimmten die Entnahmetermine 1970 zeitlich mit dem Ende von Schönwetter- bzw. Schlechtwetterperioden überein. Dadurch konnte auch das tatsächliche Maximum der Chloridanreicherung in der obersten Bodenschicht ermittelt werden.

Der Vergleich von Jahresgängen des Chloridgehaltes in Arbeiten verschiedener Autoren (z.B. CHAPMAN 1940, STEINFÜHRER 1955, ÖNAL 1966) wird erschwert, wenn nicht gleichzeitig Wasserstands- und Niederschlagsbeobachtungen, wie sie GILLNER (1952, 1960) fordert, durchgeführt und angegeben werden. Angaben von Salzgehalten, die auf den Trockenboden bezogen wurden (vgl. DAHLBECK 1945), sind nicht mit denen vergleichbar, die sich - wie in der vorliegenden Arbeit - auf die Bodenlösung beziehen. Vergleiche sind auch dann schwierig, wenn Bodenproben nur aus einem Horizont entnommen worden sind, der unter verschiedenen Pflanzengesellschaften in unterschiedlicher Tiefe liegt (vgl. GILLNER 1960).

Aus allen bisherigen Veröffentlichungen geht hervor, daß die größten Schwankungen in der obersten Schicht zu finden sind (GESSNER 1930, SCHRATZ 1936, KÖNIG 1949, STEINFÜHRER 1955 u.a.). Bei der Interpretation der vorliegenden Jahresgänge des Chloridgehaltes muß berücksichtigt werden, daß sich Evaporation, Niederschläge und Überflutungen in tieferen Bodenschichten nicht mehr so stark auswirken. Der Chloridwert einer Probe aus diesen Schichten gibt die Verhältnisse für jeden einzelnen Zentimeter genauer wieder als in den oberen Bodenhorizonten. Der Jahresgang des Chloridgehaltes in der Bodenlösung des ersten Zentimeters unter der Pflanzendecke wäre wahrscheinlich wesentlich ausgeprägter als der Jahresgang in der Gesamtschicht von 0-5 cm. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß sich wahrscheinlich jeder einzelne Regenschauer auf die obersten

1-2 cm auswirken dürfte. Die Forderung KÖNIGs (1949), den Chloridgehalt in dieser Bodenschicht gesondert zu analysieren, ist deshalb berechtigt. Da ein großer Teil der Wurzelmasse direkt unter der Bodenoberfläche zu finden ist, würden die teilweise recht hohen Chloridkonzentrationen aus tieferen Schichten (z.B. unter dem Plantago maritima-reichen Juncetum gerardii) nicht wirksam werden. Mit einer Aufgliederung der obersten Zentimeter müßte aber auch die Entnahmehäufigkeit von Bodenproben, entsprechend den klimatischen Verhältnissen, wesentlich gesteigert werden, was zu einem undurchführbaren Arbeitsaufwand geführt hätte. Bei einer so genauen Untersuchung wären nicht nur Anstieg und Abfall im Kurvenverlauf der obersten 1-2 cm ausgeprägter geworden, sondern die in allen entsprechenden Abbildungen dargestellten, gleichmäßig durchgezogenen Linien des 1. Horizontes müßten vermutlich durch unregelmäßige Wellenlinien ersetzt werden.

Werden die Amplituden einer Pflanzengesellschaft oder auch einzelner Arten der Salzrasen gegenüber dem Faktor Salz ermittelt, so scheint die Höhe der Chloridkonzentration nicht unbedingt für das Verteilungsmuster und die Zonierung der Salzrasen verantwortlich zu sein. Schon LAUS (1907, zit.n. PREUSS 1911/12) fand, daß selbst die echten Salzpflanzen auf einem Boden gedeihen können, der nur die normale Menge an Salzen enthält. SCHREITING (1955) findet den Queller deshalb auch an aussüßenden Ackerrainen, und ELLENBERG (1963) gibt für diese Pflanze Wuchsorte an, die bis zu mehr als 1 m über der mittleren Hochwasserlinie liegen. Die meisten Arten der Salzrasen, die auf dem Graswarder gedeihen, konnten mit gutem Erfolg im Neuen Botanischen Garten der Universität Göttingen auf den dortigen äußerst salzarmen Böden vermehrt werden. Benötigen die meisten Arten der Küstenstandorte für ihr Gedeihen einerseits wenig Salz, so tolerieren sie andererseits auch hohe Salzkonzentrationen. Aus Versuchen von MÜLLER (1973) geht hervor, daß selbst Lolium perenne noch bei einer Gesamtsalzkonzentration von 20 °/oo in der Bodenlösung gedeihen kann.

Für die Verteilung der Pflanzengesellschaften an der relativ niederschlagsreichen Ostseeküste scheint deshalb primär das Wasser verantwortlich zu sein, wie es auch GESSNER (1930) ge-

funden hat. Nur in trockenen Gebieten steigen die Salzgehalte der Bodenlösung zeitweilig so stark an, daß sie zum entscheidenden Faktor für die Vegetationszonierung werden (vgl. UNGAR 1965). Eine endgültige Klärung, ob jeweils der Faktor Wasser oder der Faktor Salz ausschlaggebend ist, kann erst durch experimentelle Untersuchungen erreicht werden. Versuche dieser Art werden seit einigen Jahren in Göttingen durchgeführt. Nach ersten Ergebnissen spielt der Grundwasserstand die wichtigere Rolle. So leidet besonders Artemisia maritima in staunassen Böden. In Konkurrenz mit anderen Arten wird Artemisia dann völlig verdrängt. Arten wie Puccinellia maritima, Agrostis stolonifera, Plantago maritima und ebenso die Röhrichte gedeihen dagegen in nassen Böden gut und vermögen sich hier durchzusetzen. Diese Beobachtungen konnten bereits in Versuchsbecken mit salzfreiem Grundwasser gemacht werden. Bei Zugabe von Salzen treten kaum Veränderungen im Verhalten der Arten auf. Insgesamt wird aber die Zuwachsleistung nahezu aller Arten eingeschränkt.

Werden die Beobachtungen aus dem eigenen Untersuchungsgebiet und aus anderen Gebieten (z.B. Skallingen, IVERSEN 1952/53) sowie die Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen zusammengefaßt, so kann die Feststellung von GESSNER (1930) bestätigt werden: Über die Auswahl der überhaupt zur Ansiedlung befähigten Pflanzenarten entscheidet die Salzkonzentration in der Bodenlösung, für die Verteilung der Arten und Gesellschaften ist das Wasser der entscheidende Faktor.

Wie stark sich der Einfluß der Nährstoffversorgung in diesem Faktorengefüge auswirkt, ist schwer zu beurteilen. Im Untersuchungsgebiet stehen fast allen Pflanzengesellschaften Stickstoff und Phosphor reichlich zur Verfügung (HOPPE 1971). Die niedrigen C/N- und C/P-Verhältnisse sprechen auch für eine gute Nachlieferung dieser Elemente in mineralischer Form. Eine Beziehung zwischen den C/N-Werten und der jährlichen Pflanzenproduktion scheint zu bestehen. "Klammert man die Röhrichte aus, kann gesagt werden, daß die auf jedem Strandwall zonal angeordneten Vegetationseinheiten mit zunehmender Wallhöhe mehr Biomasse produzieren." (RIEDE 1973). Eine Einschränkung

erfährt diese Aussage hinsichtlich der jüngsten Strandwälle. Trotz der ersten C/N-Verhältnisse wird in den Flechten, die überwiegend mit Krustenform bewachsen sind, die geringste Biomasse gefunden. Für diese Ausnahme dürfte aber der Faktor Wasser verantwortlich sein. Bei länger anhaltenden Trockenperioden verdorrt die Vegetation auf den höheren Wallkuppen völlig. Eine endgültige Klärung der Nährstoffverhältnisse wird erst möglich sein, wenn Jahresgänge über die Mineralstickstoff-Nachlieferung vorliegen. Entsprechende Untersuchungen werden z.Zt. von ZIMEK durchgeführt.

5. Zusammenfassung

Auf dem Graswarder vor Heiligenhafen / Ostsee wurden pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen durchgeführt. Die Vegetation auf den Strandwällen wurde beschrieben und kartiert. Die Wirkung der Salzkonzentration in der Bodenlösung auf Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften wurde erforscht und bildeten das Hauptziel der ökologischen Untersuchungen. Um erste Erkenntnisse über die Ernährungssituation der Salzrasen im Untersuchungsgebiet gewinnen zu können, wurden der Kohlenstoff- und der Stickstoffgehalt der Böden sowie deren C/N-Verhältnisse bestimmt.

1. Da der größte Teil des Graswarders als Weide dient, einige Strandwälle aber nicht beweidet werden, ist dieses Gebiet besonders geeignet, den Faktor Beweidung zu studieren. Die floristische Zusammensetzung der Vegetation beweideter bzw. nicht beweideter Strandwälle unterscheidet sich stark. Daher scheint der genannte Faktor den größten Einfluß auf die Verteilung der Salzrasenarten und -gesellschaften zu haben. Röhrichte würden bei Nichtbeweidung große Flächen des Graswarders bedecken.

2. Auf beweideten und nicht beweideten Strandwällen wurden Probeflächen in den am weitesten verbreiteten Pflanzengesellschaften für die Bestimmung des Chloridgehaltes in der Bodenlösung ausgewählt.

3. Für die Analysen der Chloridgehalte wurden monatlich Proben aus verschiedenen Tiefen der ausgewählten Probeflächen entnommen.

4. Unter allen Pflanzengesellschaften konnten ausgeprägte Jahresgänge der Chloridkonzentrationen in der Bodenlösung nachgewiesen werden.

5. Die Schwankungen der Chloridkonzentrationen werden besonders von den Niederschlägen, der Evaporation und von Überflutungen beeinflußt.

6. In der obersten Bodenschicht unter allen untersuchten Pflanzenbeständen waren die Schwankungen des Chloridgehaltes im Verlauf eines Jahres am größten. In tieferen Horizonten (ab 30cm) konnten keine ausgeprägten Jahresgänge des Chloridgehaltes bestimmt werden.

7.

7. Die Konzentration des Chlorides in der Bodenlösung unter den meisten untersuchten Pflanzengesellschaften lag während der Vegetationsperioden weit über der des sie umgebenden Ostseewassers.

8. Die höchsten Werte wurden unter einem Plantago maritima-reichen Juncetum gerardii gefunden. Mit Anstieg des Geländes wurden sie niedriger.

9. Der Vergleich beweideter und nicht beweideter Probeflächen ergab (in gleicher Höhenlage zum Meeresspiegel), daß die Chloridkonzentrationen in Böden unter nicht beweideten Flächen wesentlich niedriger sind, als die in Böden unter beweideten Strandwällen.

10. In Böden unter verschiedenen Varianten des Rotschwingel-rasens nicht beweideter Strandwälle - in gleicher Höhe zum Meeresspiegel- konnten keine Unterschiede der Chloridkonzentrationen nachgewiesen werden. Der Faktor Salz scheint an der Ostsee nicht primär auf die Verteilung der Arten und Pflanzengesellschaften zu wirken, vielmehr dürfte der Faktor Wasser eine wichtigere Rolle spielen.

11. Die organischen Auflageschichten der Strandwälle enthalten hohe Anteile an Gesamtstickstoff. Die C/N-Verhältnisse aller Böden des Untersuchungsgebietes waren sehr eng (1o -17). Eine Abnahme der C/N-Werte konnte mit Anstieg des Geländes nachgewiesen werden.

Literatur

ADAMS, D.A., 1963: Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. - Ecology 44, 445-456.

ADRIANI, M.J., 1945a: Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau de halophytes. - Diss. Summary - niederl. Groningen, 217 S.

- 1945b: Sur la Physiologie, la Synécologie et le bilan d'eau des halophytes de la region neerlandaise méridionale, ainsi que de la Méditerranée francaise. - Communication 83 de la Stat. Int. de Geobot. Medit. et Alpine. Montpellier, Batavia.

ARRHENIUS, O., 1920: Ökologische Studien in den Stocknolmer Schären. - Dissertation.

ASHBY, M., 1963: Introduction to Plant Ecology. - London, 249 S.

BATES, G.H., 1935: The vegetation of footpaths, sidewalks, cart-tracks and gateways. - J. Ecol. 23, 470-487.

BAUMANN, E., 1911: Die Vegetation des Untersees. - Stuttgart, 554 S.

BEDDOWS, A.R., 1967: Biological Flora of the British Isles. Lolium perenne L. - J. Ecol. 55, 567-587.

BEEFTINK, W.G., 1964: Die Systematik der europäischen Salzpflanzengesellschaften. - Hydrobiolog. Inst. Abt. Delta-Untersuchungen der Königl. Niederl. Akad. d. Wiss. Yerseke, Niederlande, 8 S.

- 1965: De zoutvegetatie van Z.W.-Nederland beschouwd in Europees Verband. - Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 65, 167 S.

- 1966: Vegetation and Habitat of the Salt Marshes and Beach Plains in the South-Western Part of the Netherlands. - Wentia 15, 83-108.

BOORMAN, L.A., 1967: Limonium vulgare Mill. and L. humile Mill.- J. Ecol. 55, 221-232.

- 1968: Some aspects of the reproductive biology of Limonium vulgare Mill. and Limonium humile Mill. - Ann. Bot. 32, 803-824.

- 1971: Studies in salt marsh ecology with special reference to the genus Limonium. - J. Ecol. 59, 103-120.

BOTHMER, H.J. Graf, 1953: Der Einfluß der Bewirtschaftung auf die Ausbildung der Pflanzengesellschaften niederrheinischer Dauerweiden. - Z. f. Acker- u. Pflanzenbau 96, 457-476.

BRAND, G., 1955: Sedimentpetrographische Untersuchungen zum Erkennen der Sandwanderungsvorgänge am Strand, im Flachwasser und dem daran anschließenden See gebiet. - Meyniana (Veröff. Geol. Inst. Univ. Kiel) 4, 84-111.

BRAUN-BLANQUET, J. u. W.C. DE LEEUW, 1936: Vegetationsskizze von Ameland. - Nederl. Kruidk. Arch. 46, 359 S.

BRENNER, W., 1916: Strandzoner i Nylands skärgard. - Botan. notiser 69, 173-191.

CAVALLI-SFORZA, L., 1972: Biometrie. Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. - Jena, 212 S.

CHAPMAN, V.J., 1939: Studies in salt marsh ecology. Sect. IV and V. - J. Ecol. 27, 160-201.

- 1940: Studies in salt marsh ecology. Sect. VI and VII. Comparison with marshes on the east coast of North America.- J. Ecol 28, 118-152.

- 1941: Studies in salt marsh ecology VIII. - J. Ecol. 29, 69-82.

- 1960: Salt marshes and salt deserts of the world. Plant Science Monographs. - London, 390 S.

- 1964: Coastal vegetation. - Bot. Div. Vol. 3, Pergamon Press, Frankfurt, 245 S.

CHRISTIANSEN, W., 1926: Die Flora der Halligen. - Schr. d. Naturwiss. Ver. f. Schleswig Holstein 17.

- 1937: Beobachtungen an Dauerquadraten auf der Lotseninsel Schleimünde. - Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein 12, 69-84.

- 1938 (1955): Pflanzenkunde von Schleswig-Holstein. 2. Aufl. - Neumünster, 1955, 168 S.

DAHL, E. u. E. HADAC, 1941: Strandgesellschaften der Insel Ostøy im Oslofjord. - Nytt Magasin for Naturvidenskapene 82, 251-312.

DAHLBECK, N., 1945: Strandwiesen am südöstlichen Öresund. - Acta Phytog. Suecica 18 (Diss.) Stockl., 1-168.

DOERFEL, K., 1965: Beurteilung von Analysenverfahren und -ergebnissen. 2. Aufl. - München, 98 S.

DONNER, J.J., 1970: Deformed Late Weichselian and Flandrian shore-lines in south-eastern Fennoscandia. - Commentationes Physico-Mathematicae 40, 191-198.

DU RIETZ, G.E., 1925: Die Hauptzüge der Vegetation des äußeren Schärenhofes von Stockholm. - Svensk Bot. Tidskr. 19, 347-369.

EGGERS, Th., 1969: Über die Vegetation im Gotteskoog (Nordfriesland) nach der Melioration. - Mittl. d. Arb. Gem. f. Floristik in Schlesw.-Holst. u. Hamburg 17, 103 S.

ELLENBERG, H., 1952: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. - Landwirtschaftl. Pflanzensoziologie 2, 144 S.

- 1953: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. - Ber. Deut. Botan. Ges. Jhrg. 52, 65, H. 10.

- 1958: Über die Beziehung zwischen Pflanzengesellschaft, Standort, Bodenprofil und Bodentyp. - Tagungsber. 15 d. Deutsch. Akad. d. landwirtsch.wissensch. zu Berlin, S. 14-18.

- 1959: Probleme des Grünlandes. Kausale Vegetationskunde und Grünlandwirtschaft. - Tagungsber. 16 d. Deutsch. Akad. d. Landwirtsch.wissensch. zu Berlin 16.-17. Juni 1958.

- 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Einführung in die Phytologie IV. Grundlagen der Vegetationsgliederung, Teil 2. Stuttgart, 943 S.

ENGLUND, B., 1942: Die Pflanzenverteilung auf den Meeresufern von Gotland. - Acta Bot. Fennica 32, 1-282.

EVANS, L.T., 1953: The ecology of the halophytic vegetation at Lake Ellesmere, New Zealand. - J. Ecol. 41, 106-122.

EVERS, F.H., 1961: Funktionen und Abhängigkeiten der Mineralstickstoffanlieferung in Waldböden. - Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenz. 11, 61-65.

- 1967: Kohlenstoffbezogene Nährelementverhältnisse (C/N, C/P, C/K, C/Ca) zur Charakterisierung der Ernährungssituation in Waldböden. - Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenz. 17, 69-76.

- , W. SCHÖPFER u. J. MIKLOSS, 1968: Die Zusammenhänge zwischen Stickstoff-, Phosphor- und Kalium-Mengen (in kg/ha) und den C/N-, C/P- und C/K-Verhältnissen der Oberböden von Waldstandorten. - Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenz. 18, 59-71.

FEEKES, W., 1936: De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. - Diss. Ned. Kruidk. Arch. 46, 1-295.

FRÖDE, E.Th., 1957/58: Die Pflanzengesellschaften der Insel Hiddensee. - Wiss. Zeitschr. d. Ernst Moritz Arndt-Universität Greifswald, Math.-Nat. Reihe 3/4, 277-305.

FUKAREK, F., 1961: Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. - Pflanzensoziologie 12, Jena, 321 S.

- 1969: Ein Beitrag zur potentiellen natürlichen Vegetation von Mecklenburg. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 14, 231-237.

GAERTNER, K.-H., 1961: Die Vegetationsverhältnisse der Wiesen am Barsbeker See. - Mitt. d. Arbeitsgem. f. Flor. in Schleswig-Holstein u. Hamburg 9, 110 S.

GESSNER, F., 1930: Ökologische Untersuchungen an Salzwiesen. - Sonderabdr. aus Mitt. d. Naturw. Ver. f. Neuvorpom. u. Rügen 57, Greifswald, 25 S.

- 1957: Meer und Strand. - 2. Aufl. Berlin, 426 S.

GILLHAM, M.E., 1953: An ecological account of the vegetation of Grasshom Island, Pembrokeshire. - J. Ecol. 41, 84-99.

- 1955: Ecology of the Pembrokeshire Islands. III. The effect of grazing on the vegetation. - J. Ecol. 43, 172-206.

- 1956a: Ecology of the Pembrokeshire Islands.IV. Effects of treading and burrowing by birds and mammals. - J. Ecol. 44, 51-82.

- 1956b: Ecology of the Pembrokeshire Islands. V. Manuring by the colonial seabirds and mammals, with a note and seed distribution by gulls. - J. Ecol. 44, 429-454.

- 1957: Vegetation of the Exe Estuary in Relation to Water Salinity. - J. Ecol. 45, 735-756.

GILLNER, V., 1952: Die Gürtelung der Strandwiesen und der Wasserstandswechsel an der Westküste Schwedens. - Svensk Bot. Tidsskr. 46, 393-428.

- 1960: Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der Schwedischen Westküste. - Acta Phytogeogr. Suec. 43, Diss., Göteborg, 198 S.

- 1965: Salt marsh vegetation in southern Sweden. - Acta Phytogeogr. Suecica 50, 97-104.

GOODMAN, G.T. and M.E. GILLHAM, 1954: Ecology of the Pembrokeshire Islands. II. Skokholm, Environment and Vegetation. - J. Ecol 42, 296-327.

GRAVESEN, P. and P. VESTERGAARD, 1969: Vegetation of a Danish offshore barrier island. - Bot. Tidsskr. 65, 44-99.

HÄMET-AHTI, L., 1966: Variation of Juncus gerardii Lois. in northern Fennoskandia. - Ann. Bot. Fenn. 3, 391-398.

HAMILTON, K.C. u. K.P. BUCHHOLZ, 1955: Effects of rhizomes of quack-grass (Agropyron repens) and shading on the seedling development of weedy species. - Ecology 36, 304-308.

HASLAM, S.M., 1965: Ecological studies in the Breck fens. I. Vegetation in relation to habitat. - J. Ecol. 53, 599-619.

- 1970: Variation of Population Type in Phragmites communis Trin. - Ann. Botany 34, 147-158.

- 1971: Community Regulation in Phragmites communis Trin., I. Monodominant Stands. - J. Ecol 59, 65-73.

HAVAS, P., 1961: Vegetation und Flora der nördlichen Küste des Bottnischen Meerbusens. - Arch. Soc. "Vanamo" 16, 84-91.

HINTZ, R.A., 1955: Die Entwicklung der Schleimündung. - Meyniana (Veröff. Geol. Inst. Univ. Kiel) 4, 66-77.

HOCQUETTE, 1927: Etude sur la végétation et la flore du littoral de la Mer du Nord de Nieuport à Sangatte. - Arch. Bot. I., Mém. 4, 1-179.

HOPPE, I.M., 1971: Untersuchungen über den Stickstoff- und Phosphorgehalt in Strandwällen verschiedenen Alters bei Heiligenhafen/Ostsee. Unveröff. Diplomarbeit, Göttingen, 31 S.

HUBBARD, J.C.E., 1970: The shingle vegetation of southern England: a general survey of Dungeness, Kent and Sussex. - J. Ecol. 58, 713-722.

HUKLIMAN, H., 1951: Zur Lebensgeschichte des Schilfs an den Ufern der Schweizer Seen. - Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 30, 232 S.

HUNT, R., 1969: Geobotanische Untersuchungen am Grünland der Insel Rügen zur Ermittlung seines landwirtschaftlichen Wertes und der Möglichkeiten einer Leistungssteigerung. - Herausgegeben vom Rat f. Landw. Prod. u. Nahrungsgüterwirtschaft. Halle.

IVERSEN, J., 1936: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. - Meddel. Skalling - Lab. 4, 1-224.

- 1952/53: The Zonation of the Salt Marsh Vegetation of Skallingen in 1931-34 and in 1952. - Geografisk. Tidsskr. 52, 113-118.

KAUPPI, M., 1967: Über den Einfluß der Beweidung auf die Vegetation der Uferwiesen an der Bucht Liminganlanti im Nordteil des Bottnischen Meerbusens. - Aquilo Ser. Bot. 6, 347-369.

KLAPP, E., 1951: Leistung, Bewurzelung und Nachwuchs einer Grasnarbe unter verschieden häufiger Mahd und Beweidung. - Z. f. Acker- und Pflanzenbau 93, 269-286.

KLEMENT, O., 1953: Die Vegetation der Nordseeinsel Wangerooge. - Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven 2, 279-379.

KLOSS, K., 1969a: Salzvegetation an der Boddenküste Westmecklenburgs (Wismar-Bucht). - Natur u. Naturschutz in Mecklenburg VII, 77-114.

- 1969b: Naturschutz und landwirtschaftliche Nutzung auf Salzgrünland. - Naturschutz im Ostseeraum, 2. Kolloquium. Stralsund, 115-119.

- u. M. SUCCOW, 1966: Karten zur Pflanzengeographie Mecklenburgs. 3. Reihe: Salz- und Strandpflanzen (1. Teil). - Wiss. Ztschr. d. Ernst Moritz Arndt-Univ., Jahrg. 15, Reihe Math.-nat., B. 1, 9-40.

KNAUER, N., 1953: Untersuchungen der Pflanzengesellschaften der Insel Föhr und deren Bedeutung für die Landwirtschaft mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Weidelgrasweiden von der Aussaat bis zum Dauerbestand. - Diss. Kiel 1953.

KÖNIG, D., 1949: Standortuntersuchungen auf einem Vorlandrasen auf der Schleswig-Holsteinischen Westküste bei Husum. - Biol. Zbl. 68, 452-471.

KÖSTER, R., 1955: Die Morphologie der Strandwall-Landschaften und die erdgeschichtliche Entwicklung der Küsten Ostwagriens und Fehmarns. - Meyniana (Veröff. Geolog. Institut Univ. Kiel) 4, 52-65.

- 1961: Junge eustatische und tektonische Vorgänge im Küstenraum der südwestlichen Ostsee. - Meyniana (Veröff. Geol. Inst. Univ. Kiel) 11, 23-81.

KÖTTER, F., 1952: Die Pflanzengesellschaften im Tidegebiet der Niederelbe. - Diss. (Staats u. Univ. Bibl. Hamburg, math.-nat.), Mcr. 305.

KUSSEROW, B., 1970: Einfluß der Meersalzkonzentrationen im Boden auf Wuchsleistung von zwei Grasarten. - Unveröff. Examensarbeit Univ. Göttingen, 42 S.

LEFEBVRE, C., 1969: Population D'Armeria Willd. Le Long De La Mer Baltique Et De La Mer Du Nord. - Bull. de la Soc. roy. Bot. de Belgique 102, 293-303.

LIBBERT, W., 1940: Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darß (Vorpommern). - Rep. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 114, 1-95.

LIETH, H., 1954: Die Porenvolumina der Grünlandböden und ihre Beziehungen zur Bewirtschaftung und zum Pflanzenbestand. - Z. Acker- u. Pflanzenbau 98, 453-460.

- 1964: Beziehungen zwischen der Bodensalinität und dem Vorkommen von Pflanzenarten in den Salzmarschen der Caspe-Halbinsel. - Beiträge zur Phytologie, Herausg. K. KREEB, Arb. der Landw. Hochsch. Hohenheim. (Ulmer) 30, 71-88.

LIPPMAA, Th., 1931: Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest-Estlands. - Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis 2, 3-4 sowie Arch f. Naturkde Estlands 13, 2, 3-253.

- 1934: Vegetatsiooni Geneesist Maapinna Tousu Tothe Merest Kerkivatel Saartel Saaremaa Looderannikul. - Acta Inst. et Hort. Bot. Univ. Tartuensis IV, 1-2.

LUTHER, H., 1961: Die Schärenzonen. - Arch. Soc. "Vanamo" 16, 23-25.

MÄKIRINTA, A.-M., 1970: Über das Vorkommen und die Ökologie von Juncus gerardii Lois. an der Nordküste des Bottnischen Meerbusens. - Aquilo Ser. Bot. 9, 110-126.

McCREA, R.H., 1926: The salt marsh vegetation of Little Island, Co. Cork. - J. Ecol. 14, 342-346.

NIKKELSEN, V.M., 1949a: Ecological studies of the salt marsh vegetation in Isefjord. - Dansk Bot. Ark. 13, 1-48.

- 1949b: Strandengene i Danmark og deres Flora. - Naturens Verden 33, Kopenhagen.

MORSS, L.W., 1927: The plant colonisation of merse lands in the Estuary of the river Nith. - J. Ecol. 15, 310-343.

NIENBURG, W. u. E. KOLUMBE, 1931: Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. II. Teil: Das Neufelder Watt im Elbmündungsgebiet. - Wiss. Meeresuntersuchungen Abt. Kiel 21, 77-112.

NORDHAGEN, R., 1917: Planteveksten paa Froöene og naerliggende öer. - Det Kgl. Norske Vid.-Selsk. i Trondhj. Skrifter, Trondhjem.

- 1954: Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmark (Norway). - Vegetatio 5-6, 381-394.

ÖNAL, M., 1966: Napoli. Vergleichende ökologische Untersuchungen bei Halophyten und Glykyphyten in der Nähe von Neapel. - Rev. de la Faculte de Sciences de L'Universite D'Istanbul, Ser. B. XXXI, 3-4, 209-248.

OSTENFELD, C.H., 1908: The land-vegetation of the Faeröes with special reference to the higher plants. - Rep. "Botany of The Faeröes" III. Teil, 867-1026.

PALMGREN, A., 1961: Studier över havsstrandens vegetation och flora på Åland. I. Vegetationen. - Acta Bot. Fenn. 61, 1-216.

PALMER, J.H. u. G.R. SAGAR, 1963: Agropyron repens (L.) Beauv.- J. Ecol. 51, 783.

PALOMÄKI, H., 1963: Über den Einfluß der Landhebung als ökologischer Faktor in der Flora flacher Inseln. - Fennia 88, 1-75.

PEARSALL, W.H., 1917: The Aquatic and Marsh Vegetation of Esthwaite Water. - J. Ecol. 5.

PERRATON, C., 1953: Salt marshes of the Hamshire Sussex border.- Journ. of Ecology 41, 240-247.

PERSCHKE, F., 1974: Anreicherung organischer Auflageschichten und deren Gehalt an Gesamtstickstoff auf Strandwällen bei Heiligenhafen / Ostsee. - Diplomarbeit, Göttingen, 36 S.

POMPE, E., 1940: Beiträge zur Ökologie der Hiddenseer Halophyten. - Biol. Forschungsanst. Hiddensee, Dresden.

POORE, M.E.D. and V.C. ROBERTSON, 1948: The Vegetation of St. Kilda in 1948. With an Appendix by H. GODWIN. - J. Ecol. 37, 82-99.

PREUSS, J., 1911-12: Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. - Schr. Naturforsch. Ges. Danzig 13, 45-258.

RAABE, E.-W., 1946: Über die Pflanzengesellschaften des Grünlandes in Schleswig-Holstein. - Diss. Kiel.

- 1950: Über die Vegetationsverhältnisse der Insel Fehmarn. - Mitt. Arb.gem. Flor. in Schlesw.-Holst. u. Hambg. 1, 106 S.

- 1951: Über die Gräser in Schleswig-Holstein und Hamburg. - Mitt. d. Arb.gem. f. Floristik in Schleswig-Holst. u. Hambg. 2, 133 S.

- 1965: Salzwiesen in der Treene-Niederung bei Sollbrück. - Sdr. "Jahrbuch für die Schleswigsche Geest" 13. Jahrg., 1-10.

RANWELL, D.S., 1961: Spartina salt marshes in southern England. I. The effects of sheep grazing at the upper limits of Spartina marsh in Bridgwater Bay. - J. Ecol. 49, 325-340.

REPP, G., 1958: Die Salztoleranz der Pflanzen. - Sdr. Österr. Bot. Zeitschr. 104, 454-490.

RIEDE, U., 1973: Die Bestimmung der maximalen Biomasse und deren Gehalt an Gesamtstickstoff verschiedener Pflanzengesellschaften des Graswarders vor Heiligenhafen / Ostsee. - Unveröff. Diplomarbeit, 47 S.

SAEGEBARTH, J., 1966: Strandwälle, Haken und Nehrungen im Süden der Insel Poel. - Wiss. Z. Univ. Rostock, math.-nat. Reihe 15, 905-922.

SEIFERT, G., 1955a: Die postglaciale Geschichte der Warder und der Eichholzniederung bei Heiligenhafen. - Meyniana (Veröff. Geol. Inst. Univ. Kiel) 4, 37-51.

- 1955b: Die Steilufer als Materiallieferanten der Sandwanderung. - Meyniana (Veröff. Geol. Inst. Univ. Kiel) 4, 78-83.

SIIRA, J., 1970: Studies in the ecology of the seashore meadows of the Bothnian Bay with special reference to the Liminka area. - Aquilo, Ser. Bot. 9, 1-109.

SCHEER, K., 1949: Das Außendeichsgebiet des Jadebusens, seine heutigen Anlandungsgesellschaften und das Auftreten von Phragmites communis. - Diss. Kiel.

SCHMIDT, W., 1970: Untersuchungen über die Phosphorversorgung niedersächsischer Buchenwaldgesellschaften. - Scripta Geobotanica 1, 120 S.

SCHMITZ, H., 1952: Der pollenanalytische Nachweis der Besiedelung im Küstengebiet. - Abh. naturw. Verein Bremen 33, 57-66.

- 1953: Die Waldgeschichte Ostholsteins und der zeitliche Verlauf der postglacialen Transgression an der holsteinischen Ostseeküste. - Ber. Dtsch. Bot. Ges. 66, 151-166.

- 1955: Die pollenanalytische Gliederung des Postglazials im nordwestdeutschen Flachland. - Eiszeitalter u. Gegenwart 6, 52-59.

SCHRATZ, E., 1936: Beiträge zur Biologie der Halophyten. - Sdr. aus Jahrb.für wiss. Bot. LXXXIII, 133-189.

STEINER, L., 1934: Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten. - Jahrb. wiss. Bot. LXXXI, 94-202.

STEINFÜHRER, A., 1955: Die Pflanzengesellschaften der Schleiufer und ihre Beziehungen zum Salzgehalt des Bodens. - Jahrb. Heimatgesellschaft des Kreises Eckernförde e.V. 13, 3-47.

STEUBING, L., 1949: Beiträge zur Tauwasseraufnahme höherer Pflanzen. - Biol. Zentralbl. 68, 252-259.

STOCKER, O,, 1928: Das Halophytenproblem. - Ergebnisse der Biologie 3, 265-353, 29 Abb.

STOFFERS, A.L., 1963: Über die Beeinflussung einiger Gräser durch Überflutung. - Acta Bot. Neerl. 12, 287-294.

STÖRMER, P., 1938: Vegetationsstudien auf der Insel Haöya im Oslofjord. - Skrifter utgift av det norske Videnskaps-Academi i Oslo. 1. Math-nat. klasse 9, 155 S.

TANSLEY, A.G., 1949: The British Islands and their Vegetation. Vol II (Parts 5-9). - Cambridge, 930 S.

- 1953: The British Islands And Their Vegetation. Vol. II, Chapt. XI ab S. 817. - At The University Press, B. 1/2.

TOTH, L., 1960: Phytocönologische Untersuchungen über die Röhrichte des Balaton-Sees. - Ann. Biol. Tihany 27, 209-242.

TÜXEN, R. u. J. BOCKELMANN, 1957: Scharhörn. Die Vegetation einer jungen ostfriesischen Vogelinsel. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 6/7, 183-204.

- et al., 1957: Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 6/7, 205-234.

TYLER, G., 1969a: Studies in the ecology of Baltic seashore meadows. II. Flora and vegetation. - Opera Bot. 25, 1-101.

- 1969b: Regional aspects of Baltic shore-meadow vegetation. - Vegetatio 19, 60-86.

- 1971a: Hydrology and salinity of Baltic sea-shore meadows. Studies in the ecology of Baltic sea-shore meadows III. - Oikos 22, 1-20.

- 1971b: Distribution and turnover of organic matter and minerals in a shore meadow ecosystem. Studies in the ecology of Baltic seashore meadows IV. - Oikos 22, 265-291.

UNGAR, J.A., 1965: An Ecological Study of the Vegetation of the Big Salt Marsh Stafford Country, Kansas. - The University of Kansas Science Bulletin Vol. XLVI, 1-99.

VAARAMA, A., 1938: Wasservegetationsstudien am Großsee Kallavesi. - Ann. Bot. Soc. Zool. Botan. Fennicae "Vanamo" 13, 10-318.

VALOVIRTA, E.J., 1937: Untersuchungen über die säkulare Landhebung als pflanzengeographischer Faktor. - Acta Bot. Fennica 20, 1-173.

VODERBERG, K., 1955: Die Vegetation der neugeschaffenen Insel Bock. - Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 135, 232-260.

WADHAM, S.M., 1921: Changes in the salt marsh and sand dunes of Holme-Next-Sea. - J. Ecol. 8, 232-238.

WALTER, H., 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. - Jena, 1001 S.

WEEVERS, Th., 1940: De Flora van Goeree en Overflakkee dynamisch beschouwd. - Nederl. Kruidk. Arch. 50, 285-354.

- 1942: De sukzessie der vegetatie in de Biesbos. - Ned. Kruidk. Arch. 52, 157-158.

WEIHE, K. v., 1963: Beiträge zur Ökologie der mittel- und westeuropäischen Salzwiesenvegetation (Gezeitenküsten). I. Methodik, Standorte und vergleichende morphologische Analyse (SO-Nordsee, SW-Frankreich). - Beitr. Biol. Pflanz. 39, 189-237.

- u. G. DREYLING, 1970: Kulturverfahren zur Bestimmung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit von Puccinellia sp. (Gramineae). - Helgoländer wiss. Meeresunters. 20, 157-171.

WESTHOFF, V., 1947: The Vegetation of Dunes and Salt Marshes on the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel. - Diss. Gravenhage, 131 S.

- 1969: Langjährige Beobachtungen an Aussüßungs-Dauerprobeflächen beweideter und unbeweideter Vegetation an der ehemaligen Zuiderzee. - In: R. TÜXEN (ed.): Experimentelle Pflanzensoziologie. - Ber. Intern. Symp. Rinteln 1965, 246-253.

- u. A.J. HELD, 1969: Plantengemeenschappen in Nederland. - W.J. Thieme & Cie. Zutphen, 324 S.

WETZEL, M., 1962: Pflanzenbestand und Nutzung des Außendeichsgrünlandes in Butjadingen und am Jadebusen. - Landwirtschaftsblatt Weser-Ems 45.

- 1965: Die Narbenqualität der Marschweiden bei unterschiedlicher Bewirtschaftung. - Technik u. Landwirtschaft 9, 206-209.

- 1966: Zum Problem der Quecke (Agropyron repens P.B.) auf intensiv bewirtschaftetem Grünland. - Das wirtschaftseigene Futter 1, 43-56.

WHITE, D.J.B., 1961: Some observations on the vegetation of Blakeney Point, Norfolk, following the disappearance of the rabbits in 1954. - J. Ecol. 49, 113-118.

WILHELMY, H., 1972: Geomorphologie in Stichworten. III. Exogene Morphodynamik. 2. Marine Abrasion und Akkumulation, S. 114-138.

WOHLENBERG, E., 1933: Über die tatsächliche Leistung von Salicornia L. im Haushalt der Watten. - Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 19, 3, 20 S.

YAPP, R.H., D. JOHNS and O.T. JONES, 1917: The Salt marshes of the Dovey Estuary. Part II. - J. Ecol. 5, 65-103.

ZIMMEK, G.-E., 1972: Experimente und Literatur zur Wuchsleistung von Puccinellia maritima unter verschiedenen Umweltbedingungen. - Unveröff. Staatsexamensarbeit, Göttingen, 66 S.

L E B E N S L A U F

Am 12.1.1944 wurde ich, Helge Schmeisky, als viertes Kind des verm. Oberzahlmeisters Rudolf Schmeisky und seiner Ehefrau Katharine, geb. Kleemann, in Eutin geboren.

Hier besuchte ich die Volksschule von 1950 bis 1954. Nach bestandener Aufnahmeprüfung wechselte ich die Schule und erhielt an der Mittelschule Eutin 1960 das Zeugnis der Mittleren Reife. Von 1960 bis 1965 besuchte ich das Eutiner Johann-Heinrich-Voß-Gymnasium und das Staatliche Gymnasium in Bad Schwartau. Dort legte ich am 17. 2. 1965 mit Erfolg die Reifeprüfung ab.

Im Sommersemester 1965 nahm ich mein Studium in den Fächern Botanik, Zoologie und Chemie an der Christian-Albrechts-Universität Kiel auf. Im Sommersemester 1968 setzte ich mein Studium an der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen fort. 1969 begann ich mit der praktischen Arbeit für meine Promotion.

Am 3. Juli 1970 heiratete ich.

Seit 19.1.72 bin ich als wissenschaftlicher Assistent am Sytematisch-Geobotanischen Institut Göttingen tätig.

Am 6.10.1972 verlor ich meine Ehefrau durch einen Verkehrsunfall.

Mein Studium beabsichtige ich mit der Promotion zu beenden

Ich erkläre hiermit, daß ich die vorliegende Dissertation:

VEGETATIONSKUNDLICHE UND ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN IN STRANDRASEN DES GRASWARDERS VOR HEILIGENHAFEN / OSTSEE

selbständig und ohne unerlaubte Hilfsmittel angefertigt habe

Göttingen, den 30. April 1974